

Vergleichende Morphologie der Pflanzen.

I. Teil.

Mit 200 in den Text gedruckten Abbildungen und zwei
lith. Doppeltafeln.

Dr. Jos. Velenovský,

k. k. o. Professor an der böhm. Universität in Prag.

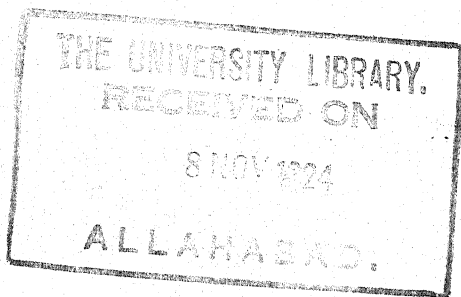
Prag.

Verlagsbuchhandlung von Fr. Řivnáč.

1905.

Das Recht der Übersetzung wird vorbehalten.

Druck von Eduard Leschinger in Prag.



VORWORT.

Auf Anraten meiner Freunde hin habe ich mich entschlossen, gleichzeitig mit der, auf Kosten der »Böhmischen Kaiser Franz-Josefs-Akademie für Wissenschaft, Literatur und Kunst in Prag« erfolgten Herausgabe meiner »Srovnávací morfologie rostlin« gleichzeitig mit dem böhmischen Texte auch eine deutsche Ausgabe dieses Werkes unter dem Titel »Vergleichende Morphologie der Pflanzen« erscheinen zu lassen.

Ich habe diesen Entschluss um so eher gefasst, als ich aus der Erfahrung der vorangegangenen Jahre die Überzeugung gewonnen habe, dass von sehr vielen Botanikern die in der Sprache kleiner Völker veröffentlichten wissenschaftlichen Arbeiten consequent ignoriert werden.

In das vorliegende Werk wurden sowohl zahlreiche Beobachtungen, welche ich im Verlaufe der letzten 20 Jahre publiziert habe, als auch ausserdem noch eine Menge neuer Studien und Befunde aufgenommen.

Infolge dessen stellt sich die vorliegende Arbeit nicht bloß als ein Kompendium der bereits bekannten morphologischen Fakta, sondern auch gleichzeitig als eine kritische Zusammenfassung meiner eigenen Studien auf dem Gebiete dieser Wissenschaft dar.

Ich gebe mich nicht der Illusion hin, dass mein Werk freundlich und mit Anerkennung aufgenommen werden wird, denn ich bin mir der verschiedenen, in dieser Beziehung einen ungünstigen Einfluss ausübenden Umstände wohl bewusst, namentlich zu einer Zeit, wo für die vergleichende Morphologie in den weitesten botanischen Kreisen fast aller Sinn geschwunden ist.

Hiebei habe ich mich nach dem Wahlspruch der freien Wissenschaft gerichtet: »die Wahrheit suchen und über die gefundenen Tatsachen, in unparteilicher Weise berichten«.

Das ganze Werk habe ich in drei Teile eingeteilt, wovon der erste die Bearbeitung der Kryptogamen enthält.

Der zweite, etwas grössere Teil wird die Morphologie der vegetativen Organe der Phanerogamen umfassen und nach 3 Jahren erscheinen.

Der dritte, ebenfalls umfangreichere Teil wird die Morphologie der Phanerogamenblüte enthalten und in 6 Jahren zur Herausgabe gelangen. Diesem dritten Teile werden die die Evolution und die Grundlagen der natürlichen Systematik behandelnden Abteilungen beigelegt werden.

In diesem ersten Teile habe ich in vollem Masse jene meiner Studien ausgenützt, welche ich viele Jahre lang auf dem Gebiete der böhmischen Bryologie angestellt und worüber ich zwei umfangreiche Werke veröffentlicht habe.

In jeder Beziehung war mein Bestreben dahin gerichtet, die behandelten Gegenstände bündig und klar dazustellen, denn ich war immer ein Feind des weitschweifigen, unfruchtbaren, sehr oft unklaren und konfusen Theoretisierens und morphologischen Philosophierens, womit man wohl dickleibige Bücher anfüllen kann, aber nicht zu belehren und kein klares Bild des Gegenstandes zu bieten vermag.

Auch was die Abbildungen anbelangt, habe ich mich bemüht, so weit es anging, Originale zu bieten. Diese Originalabbildungen sind von mir selbst nach der Natur gezeichnet.

Nicht geringe Schwierigkeiten hat mir das Zitieren der benützten Literatur gemacht. Die Aufnahme von dergleichen Zitaten in den Text selbst ist ein wahrer Unfug, weil der Text dadurch schwer lesbar und unübersichtlich, ausserdem dessen Umfang überflüssigerweise vergrössert wird. Manchmal wird die Literatur unter dem Strich zitiert, wodurch aber wieder dem Texte der Raum ober dem Strich geschmälert wird. Auch tritt dann, wenn sich das Zitat an mehreren Stellen wiederholt, die Notwendigkeit ein, auf ein früheres Zitat hinzuweisen oder dasselbe zu wiederholen. Mir erscheint daher die jetzt in modernen Schriften angewandte Methode die angemessenste, derzufolge am Schlusse des Werkes die gesamte, zur Benützung gelangte Literatur in alphabetische Reihenfolge der Autoren verzeichnet wird. Man versieht die betreffenden Werke mit Zahlen, welche dann blos im Texte angeführt werden, wenn irgendwo vom Inhalte der diesbezüglichen Schrift Erwähnung geschieht. Auf diese Weise wird dann ein Überblick geboten, nicht nur über die einschlägige Fachliteratur, sondern auch über die wissenschaftliche Tätigkeit des Autors in dem Fache, welchem sein Werk selbst angehört.

An diese Methode habe ich mich in meiner vorliegenden Arbeit ebenfalls gehalten, nur mit dem Unterschiede, dass ich im Texte keine Zahlen anführe, da dies hier jetzt unausführbar ist. Mein Werk zerfällt nämlich in 3 Teile, welche erst im Verlaufe der nächsten 6 Jahre erscheinen werden. Dagegen habe ich die Zitierung stets so durchgeführt, dass nach dem Namen des Autors und dem Sachinhalte sich Niemand darüber wird im Zweifel befinden können, welche Schrift von der am Schlusse des Werkes angeführten Literatur gemeint ist.

Die gesamte, in diesem ersten Teileberührte Literatur ist also im Manuskripte bereits vorbereitet für das erwähnte Verzeichnis, welches am Ende des dritten Bandes folgen wird.

Diesem dritten Bande wird auch ein Index und ein Namenregister aller Pflanzen, von denen im ganzen Werke selbst Erwähnung geschieht, beigelegt werden.

Schliesslich danke ich der hochlöbl. böhmischen Kaiser Franz-Josefs-Akademie für Wissenschaften, Literatur und Kunst in Prag für die gefällige Darleihung der Clichés. Auch allen sonstigen Freunden, namentlich jenen aus den tropischen Gegenden, welche mich durch Einsendung lebender Pflanzen in meiner Arbeit unterstützten, sei hiermit gebührender Dank gezollt.

Prag, den 31. Dezember 1904.

J. Velenovský.

INHALTSÜBERSICHT.

| | Seite |
|---|---------|
| Allgemeine Einleitung | 1 |
| 1. Was versteht man unter Pflanzenmorphologie und welches ist ihr Verhältnis zu den verwandten Wissenschaften | 1—7 |
| 2. Die Anatomie und die Entwicklung im jugendlichen Zustande haben für die morphologische Abschätzung der Organe keine Bedeutung | 7—15 |
| 3. Die Abnormitäten sind für die Morphologie sehr wichtig | 15—24 |
| 4. Homologien und Analogien im Pflanzenreiche | 25—28 |
| 5. Reduzierte Organe | 28—31 |
| 6. Das Studium der Keimpflanzen | 31—32 |
| 7. Was ist mehr oder weniger vollkommen | 33—34 |
| I. Die Morphologie der Kryptogamen | 35 |
| A. Thallophyten (Lagerpflanzen) | 35—44 |
| a) Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung der Thallophyten | 44—61 |
| b) Die Generationsstadien der Thallophyten | 61—66 |
| c) Gestalt und Gliederung des Thallus bei den Kryptogamen | 67—76 |
| B. Charophyta (Armleuchter) | 76—86 |
| C. Moose (Muscineae) | 86—98 |
| a) Lebermoose (Hepaticae) | 98—122 |
| b) Laubmoose (Musci) | 122—147 |
| Die ungeschlechtliche Vermehrung der Laubmoose | 147—149 |
| Die Grösse der Laubmoose | 149—150 |
| Die Laubmoose sind eine getreue Analogie der Phanerogamen | 150—152 |
| D. Gefässkryptogamen (Cryptogamae vasculares) | 152 |
| 1. Der Vorkeim (das Prothallium) als geschlechtliche Generation | 152—157 |
| a) Die Prothallien der heterosporen Gefässkryptogamen | 157—162 |
| b) Archegonien und Antheridien | 162—164 |
| c) Vergleichung der Prothallien und Kopulationsorgane bei den Gefässkryptogamen mit den Kopulationsprozessen bei den Phanerogamen | 164—170 |
| d) Die ungeschlechtliche Vermehrung der Prothallien | 170 |
| e) Die Apogamie der Gefässkryptogamen | 170—172 |
| f) Die Aposporie der Farne | 172—173 |
| 2. Die Blattachse als ungeschlechtliche, aber sporentragende Generation | 173—174 |
| a) Der Embryo und das junge Pflänzchen | 174—184 |
| b) Die Blätter der Gefässkryptogamen | 184—219 |
| c) Sporangien und Sporen | 219—230 |
| d) Der Stamm der Gefässkryptogamen | 230—242 |
| e) Die Verzweigung der Achsen bei den Gefässkryptogamen | 242—266 |
| f) Die Wurzeln der Gefässkryptogamen | 266—270 |
| i) Die Adventivknospen der Gefässkryptogamen | 270—274 |
| 3. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gefässkryptogamen auf Grund morphologischer Erkenntnisse | 274—277 |

Allgemeine Einleitung.

1. Was versteht man unter Pflanzenmorphologie und welches ist ihr Verhältnis zu den verwandten Wissenschaften.

Die Pflanzenmorphologie bemüht sich alle Pflanzenorgane, sie mögen welche Gestalt immer haben, auf ihre ursprüngliche Form, welche durch biologische Anpassung verändert worden ist, zurückzuführen. Bei den Phanerogamen sind dies die letzten morphologischen Begriffe: Wurzel, Achse, Blatt. Wir werden später sehen, dass schliesslich auch diese drei Begriffe schwinden und dass uns ein einziger Begriff erübrigt: das Blatt, oder besser gesagt: das Blattglied (Anaphyt, Phyllopodium).

Die vergl. Morphologie erforscht ferner auch die Gesetze, nach welchen die Organe untereinander an der Pflanze hingestellt sind und bemüht sich anscheinend abweichende Fälle in dieser Beziehung auf allgemein gültige Regeln zurückzuführen. Über die Bedeutung des Organs entscheidet in vielen Fällen lediglich der Ort, welchen dieses Organ einnimmt. So entscheidet sehr oft nur dieser Umstand über die Bedeutung mancher Nektarien und Blütenanhängsel oder über die Bedeutung mancher Trichome, welche mit metamorphosierten Blättern übereinstimmen.

Die von der Morphologie bestimmten Gesetze müssen allgemeine Geltung haben; sie müssen für jeden einzelnen Fall gleich entscheidend sein. Es darf in dieser Beziehung keine Ausnahme geben. Es ist z. B. unmöglich, den Staubfaden einmal als Achsen- ein andersmal als Blattgebilde anzusehen, ebenso unzulässig wäre es, das Eichen oder das Fruchtblatt einmal als Achse, ein andersmal als Blatt oder Blattfieder auszulegen.

Alle diese Gesetze entwickelt die vergl. Morphologie aus der Vergleichung der aneinander gereihten, einander entsprechenden fertigen Organe an derselben oder an verschiedenen Pflanzen. Aus diesen Reihen abstrahiert sie die für alle Fälle geltenden Formen, aus diesen Reihen erläutert sie, wie aus der ursprünglichen Form im Verlaufe der Zeit Abweichungen sich entwickelt haben. Die vergl.

Morphologie verfolgt demnach auch die Entwicklung der Organe, aber nicht die lokale oder individuelle, sondern die Reihen-Entwicklung im Verlaufe der geologischen Perioden mit anderen Worten: die phylogenetische Entwicklung.

Aus dem Gesagten folgt demnach, dass die Schlüsse der morphologischen Forschung an den jetzt lebenden Pflanzen mit den phytopalaeontologischen Funden übereinstimmen müssen. Wenn es uns möglich wäre auch die im Verlaufe der Zeitalter ausgestorbenen Pflanzen von dem ersten Augenblicke an, wo auf der Erde die ersten Pflanzenformen erschienen sind, zu verfolgen, würden wir ohne Zweifel und spielend alle Fragen der Morphologie und Evolution zu lösen imstande sein. Leider sind uns die Typen der verschiedenen und namentlich der älteren geologischen Perioden nur in sehr geringem Masse und sehr oft nur ungenügend bekannt. Infolge dessen erscheint uns die Kette der Pflanzenformen zerrissen und deshalb ist es so schwierig in manchen Fällen die Bedeutung bestimmter Organe zu ergründen.

Sowohl die Morphologen, als auch die Pfleger der Evolutionswissenschaft gelangten zu unrichtigen Resultaten, wenn sie auf palaeontologische Fakta keine Rücksicht nahmen. In dieser Beziehung hat Zeiller in dem letzten Kapitel seines Meisterwerkes schöne Gedanken ausgesprochen. Auch wir werden an vielen Stellen Gelegenheit haben auf die Incongruenz zwischen den üblichen morphologischen Ansichten und den palaeontologischen Fakten hinzuweisen.

Hieraus folgt, dass die phytopalaeontologische Wissenschaft eine überaus grosse Bedeutung hat und dass in Zukunft die recente Botanik aus derselben die grössten Grundlagen für das Verständnis der jetzt lebenden Pflanzenwelt holen wird. Deshalb sollte diese Wissenschaft mehr gepflegt werden und zwar von Männern, welche eine gediegene morphologische und systematische Bildung besitzen. Von dem, was bisher aus verschiedenen Schichten zumeist von Nichtbotanikern beschrieben worden ist, könnten gewiss neun Zehntel als literarischer Ballast weggelassen werden. Dagegen hat jede gründlich erkannte und richtig aufgefasste Pflanze aus irgendwelcher geologischen Zeitperiode für die recente Botanik eine unendliche Bedeutung.

Das Entstehen ungewöhnlich ausgebildeter Organe erklärt uns manchmal auch die vergleichende Pflanzengeographie, welche uns die Lebensverhältnisse schildert, unter welchen sich die Pflanzenorgane zweckmässig accommodiren. Die auf palaeontologische Fakta gestützte Pflanzengeographie erläutert uns nicht selten allein den verwandtschaftlichen Zusammenhang mancher Pflanzentypen. Belege hiefür finden wir reichlich in Englers Werke.

Die vergl. Morphologie beschäftigte sich bis in die jüngste Zeit hauptsächlich nur mit dem Studium der Phanerogamen, wobei sie gleichsam wie von einer Basis, von den Pteridophyten ausging. Aber auch auf die

Zellkryptogamen muss der Morpholog fortwährend Rücksicht nehmen, denn hier sehen wir nicht selten, wie die ersten Organe aus den einfachsten Anfängen entstehen und wenn wir auch hier keine mit den Phanerogamen homologen Organe finden, so können wir hier doch wenigstens solche Gesetze beobachten, nach welchen den Phanerogamen gegenüber analoge Organe entstehen. Die recenten Kryptogamen können uns die Entwicklung der höher organisirten Pflanzenformen aus den in den ältesten geologischen Perioden niedrigst organisirten erklären.

Morphologische Studien sollten eigentlich und hauptsächlich in tropischen Gegenden gepflegt werden, denn in der gemässigten Zone findet man nicht so vielfältige Pflanzentypen. Das üppige Tropenleben entfaltet in der Pflanzenwelt so vielseitige und ungeahnte morphologische Eigenthümlichkeiten, dass unsere europäische Morphologie fast Schritt für Schritt durch tropische Funde korrigirt und ergänzt werden muss. Dies darf nicht Wunder nehmen. Unsere Pflanzenwelt entspross ursprünglich einer tropischen Wiege, von welcher aus sie nach und nach eine ganze Reihe von Transformationen durchmachte, bevor sie diejenige Gestaltung erlangte, welche wir jetzt auf zwei Dritteln der Oberfläche des heutigen Festlandes erblicken. Das Bild dieser Evolution der Typen und Organe spielt sich in der tropischen Zone bis heutzutage ab. Leider ist es nicht jedem Morphologen vergönnt in den Tropen zu arbeiten und das getrocknete oder sonst conservirte Material aus den Tropen ist leider überwiegend zu morphologischen Arbeiten unbrauchbar. Es erübrigen sonach nur die Glashäuser, welche dem Morphologen im Kleinen das ersetzen müssen, was ihm im Grossen in der Natur nicht zugänglich ist.

Die vergl. Morphologie ist die Grundlage der natürlichen Pflanzensystematik. Die allgemeine Systematik, namentlich sofern sie die Gattungen, Familien und höheren Gruppen betrifft, ist eigentlich nur eine specielle vergleichende Morphologie, weil sie nur durch Vergleichung der sich entsprechenden Organe den Verwandtschaftsgrad der betreffenden Pflanzentypen abschätzt. Die in die Arten und Varietäten eingehende specielle Systematik hat je nach deren Bearbeitern dreierlei Charakter: entweder begnügt sie sich damit, dass sie die Arten als solche streng bestimmt und unter einander unterscheidet, oder sie nimmt Rücksicht auf die Verbreitung und Lebensbedingungen, oder endlich bringt sie ihre Erwägungen in Verbindung mit der Phytopalaeontologie und Pflanzengeographie. Zu den genauesten und reichhaltigsten Ergebnissen gelangt die Systematik, wenn sie auf der vergleichenden Morphologie aufgebaut ist und fortwährend auf alle bereits genannten Wissenschaften Rücksicht nimmt.

Die vergl. Morphologie wurde in der älteren Zeit mehr als in der Gegenwart gepflegt. Die grössten Naturforscher und tiefsten Denker beschäftigten sich mit der Lösung der hauptsächlichsten, auf die Zusammensetzung, Metamorphose und Entwicklung der Pflanzenorgane sich bezie-

henden Fragen. Wir können hier die gesamte Geschichte der Morphologie nicht auseinandersetzen und verweisen deshalb bezüglich der älteren Zeit auf die in dieser Hinsicht vorzügliche Arbeit Wigands, welche bis auf Schleiden*) zurückreicht. Es war eigentlich Goethe, welcher der Pflanzenmorphologie die Grundlagen und die moderne Richtung gegeben hat. Ihm haben sich R. Brown, Sprengel, A. de St. Hilaire, Gaudichaud, De Candolle, Moquin-Tandon, Mohl und Wigand zugesellt. In der unweit verflossenen Zeit wurde die Morphologie geläutert und durch eine Menge von Beobachtungen bereichert durch Männer berühmten Angedenkens, von denen wir A. Braun, Hofmeister, Caspary, Wydler, Irmisch, Stenzel, Eichler, Čelakovský, Delpino, Penzig und Masters hervorheben. In der neuesten Zeit kann man einen Niedergang der vergleichenden Morphologie beobachten. In der Masse der täglich sich vermehrenden botanischen Literatur gibt es sehr wenig morphologische Arbeiten und von diesen enthalten viele bloss Beschreibungen, welche auch in den grossen Compendien und Lehrbüchern der Botanik vorkommen. Die Beschreibung der Pflanzenorgane ist freilich nicht gleichbedeutend mit deren Auslegung. Um Belege hiefür brauchen wir nicht weit zu gehen. Man nehme nur Einsicht in das umfangreiche, kostbar ausgestattete, von Engler redigierte Werk: »Die natürlichen Pflanzenfamilien«. Mit einigen ehrenvollen Ausnahmen sind in diesem Werke die einzelnen Familien derart bearbeitet, dass wir in diesen Bearbeitungen eher alles Andere als eine morphologische Auslegung der wichtigsten Vegetativ- und Blütenorgane finden. Bei einer grossen Anzahl von Phanerogamen ist nicht einmal ein Blütendiagramm beigelegt. Die so hochinteressante Abteilung der Gefässkryptogamen enthält fast gar keine Morphologie, obzwar gerade hier dieselbe so zu sagen der Schlüssel zu den Phanerogamen ist. Die betreffende Literatur, wenn sie auch hie und da in der Titelfrubrik citirt wird, bleibt gewöhnlich unbenützt.

Statt der Morphologie finden wir in dem genannten Werke fast überall gründliche Details aus der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Häufig wird die anatomische Entwicklung (z. B. des Protonemas) beschrieben und bildlich dargestellt, aber der Leser fragt vergeblich, warum denn die Sache so detaillirt beschrieben wird, wenn das beschriebene Detail uns keine wichtige Idee bietet und für die Botanik überhaupt gar keine Bedeutung hat.

Oder vergleichen wir, wie viel Platz in dem sonst guten Lehrbuche Strasburgers (»Lehrbuch der Botanik«) der eigentlichen Morphologie gewidmet wird.

Wie schon gesagt, ist hauptsächlich die Anatomie und Entwicklungsgeschichte heutzutage Gegenstand der botanischen Specialarbeiten. Mit einer gewissen Missachtung wird auf Arbeiten morphologischen Inhalts

*) Eine die Entwicklung der Morphologie in der neueren Zeit behandelnde Orientierungsarbeit hat bereits Potonié veröffentlicht.

herabgesehen. Eine solche Empfindung, dass morphologische Arbeiten verkannt werden, hatte auch Čelakovský, welcher gleich in dem ersten Satze seiner im J. 1901 erschienenen trefflichen Arbeit: »Die Gliederung der Kaulome« sagt: »Es könnte wohl das Thema, dem die folgenden Auseinandersetzungen gelten, in einer Zeit, wo das Interesse der Botaniker der feineren Cytologie, den Kernteilungen, Kernverschmelzungen u. s. w. zugewendet ist, auf den ersten Blick, dem Titel nach, primitiv und längst abgetan erscheinen«. Und auf einer anderen Stelle beschwert er sich über die Referenten im »Botan. Centralblatt«, mit welchem Unverständnis und in welcher herabsetzenden Weise sie über seine morphologischen Arbeiten referiren.*)

Die Ursache des modernen Verfalles der vergleichenden Morphologie muss man in der Art und Weise suchen, wie die systematische Botanik gepflegt wird. In der neuesten Zeit sind nämlich fast ausnahmslos nur Monographien beliebt; jeder Autor kennt bloss seine Gattung oder seine Familie; ausser dem kümmert er sich um gar nichts. Infolge dessen entgeht ihm auch das Bestreben, die Organe seiner Familie mit anderen Gruppen zu vergleichen und so zur Lösung morphologischer Probleme zu gelangen. Diese Unkenntnis der übrigen systematischen und morphologischen Botanik erklärt uns dann, warum auch sonst allgemein anerkannte Monographen für die Morphologie gar kein Verständnis haben.

Auch das ist eine bemerkenswerte Erscheinung der Gegenwart, dass wir zwar für Systematik, Geographie, Anatomie und Physiologie eine ganze Reihe von vorzüglichen, in verschiedenen Sprachen verfassten Lehrbüchern und Kompendien haben, aber keines für Morphologie. In dieser Beziehung macht einzig das Werk Pax's »Allgemeine Morphologie« eine Ausnahme, welches in bescheidenen Grenzen die wichtigsten Momente der morphologischen Wissenschaft vortrefflich behandelt.

Wir haben anfangs gesagt, dass die vergl. Morphologie durch die vergleichende Methode die Bedeutung der Organe abschätzt und dass sie die infolge der biologischen Funktionen noch so sehr veränderten Formen der Organe auf die ursprüngliche Form zurückzuführen sich bemüht. Die vergl. Morphologie gliedert also die Organe nicht nach Funktionen, wie es manche Biologen und Organographen thun. Nach ihrer Ansicht sind Ranken immer Ranken, mögen sie welche morphologische Bedeutung immer haben; ihnen zufolge existirt eine Kategorie der dorsiventralen Achsen und Blütenstände u. s. w., obzwar für die vergleichende Morphologie gegenteilig keine dorsiventralen Organe als besondere morphologische Begriffe bestehen können.

*) Dem Verfasser dieses Buches ist auch schon Ähnliches widerfahren. Im »Botan. Centralblatt.« referirte Herr Möbius über meine Arbeit über die Gefässkryptogamen und fügte derselbe die ironische Bemerkung hinzu, dass ich behaupte, die Phanerogamen hätten keine wahre Dichotomie, als ob Herr Möbius irgend welche Phanerogamen kennen würde, wo eine wahre Dichotomie regelmässig vorkommt!

Derartige, zu bestimmten Funktionen zweckmässig eingerichtete Organe erklärt eine andere Wissenschaft, die Organographie. Der Unterschied zwischen Morphologie und Organographie ist erst in letzterer Zeit hervorgetreten, zumal nach dem Erscheinen des grossen Werkes Goebels »Organographie der Pflanzen.« A. Pyr. De Candolle hat sein morphologisches Werk auch mit dem Titel »Organographie« bezeichnet, obwohl es hauptsächlich nur die Morphologie (teilweise auch Anatomie) enthält. Die Organographie beschreibt und behandelt den Zusammenhang einer bestimmten Pflanzenfunktion mit der Entwicklung der betreffenden Organe ohne Rücksicht auf die morphologische Bedeutung derselben. So belehrt uns die Organographie, wie ein bestimmtes Organ sich durch die Einwirkung des Lichtes, der Wärme, der Gravitation, des Wassers, Druckes etc. verändert. Hierbei ist es dem Organographen gleichgültig, ob das Rhizom, mit welchem er sich beschäftigt, ein Sympodium oder ein Monopodium ist, ob dessen Ranke die Bedeutung eines Blattes oder einer Achse besitzt, ob eine Knolle eine Wurzel- oder Achsenprovenienz hat.

Die Organographie hat nähere Berührungen mit der Anatomie und Physiologie als mit der Morphologie. Jene drei Wissenschaften haben einen so engen Zusammenhang, dass eine von der anderen nicht getrennt werden darf. Sie sind untereinander beiläufig in demselben untrennbaren Verhältnisse, wie anderseits die Morphologie, Systematik, Geographie und Palaeontologie der Pflanzen.

Die Organographie und Morphologie sind Parallelwissenschaften. Sie stehen zu einander nicht in einem Antagonismus, denn eine jede von ihnen löst die Bedeutung der Pflanzenorgane von einem andern Standpunkte, jede gelangt zu richtigen und für die Erkenntnis des Lebens und der Entwicklung des Pflanzenreiches überhaupt bedeutsamen Schlüssen.

Wie schon gesagt, sind diese Wissenschaften nicht antagonistisch, da eine der andern zum Vorteile sein kann. Indem die Morphologie die Aufgabe hat, irgend ein Organ, welches eine ungewöhnliche Gestalt angenommen hat, zu erklären, lässt sie sich durch dessen Form nicht beirren, wenn sie aus der Organographie weiss, warum es diese Gestalt angenommen hat.

Zur Aufklärung des Verhältnisses der oben erwähnten Wissenschaften wollen wir folgendes, von Goebel selbst in seinem Werke zitiertes Beispiel anführen. Die centrale Placenta des Himmelschlüssels (*Primula*) beendet die Blütenachse, indem dieselbe von dem Fruchtblatt vollständig abgesondert ist. Auf der kegeligen Placenta sitzen Eichen, welche also in keinem Zusammenhange mit den Fruchtblättern sind, welche die Wände des hohlen, einfächerigen Fruchtknotens bilden.

Die Entwicklungsgeschichte in diesem Falle sagt: Die Placenta der Himmelschlüssel ist die Beendigung der Blütenachse und die Eichen sind ihr Erzeugnis, denn gleich im jüngsten Stadium ihrer Entwicklung ist sie von den Fruchtblättern gesondert und erscheint sie als eine deutliche

Fortsetzung der Achse. Die Anatomen sagen: Die Placenta ist eine Verschmelzung der Basen der Fruchtblätter, weil die Gefässbündel, welche in die Placenta eindringen, die Äste der Fruchtblättergefässbündel sind. Der Organograph Goebel sagt: Die Placenta der Himmelschlüssel ist eine besondere Blütenneubildung, welche die Eichen trägt und ihre eigenen Gefässbündel hat, weil dieses Organ auf irgend eine Weise genährt werden muss. Die vergleichende Morphologie endlich sagt: Die Placenta der Himmelschlüssel ist ein Zusammenfluss der basalen Lappen der Fruchtblätter, welche anscheinend die Blütenachse beenden.

An diesem Beispiele sehen wir am besten, welchen Standpunkt die genannten Wissenschaften bei der Abschätzung der Pflanzenorgane einnehmen. Die gerechtfertigste Anschauung unter ihnen ist jedenfalls jene der vergleichenden Morphologie, weil dieselbe der einheitlichen Ansicht über die Eichen und Placenten aller Phanerogamen entspricht, der Ansicht nämlich, dass das Eichen ein verändertes Blattsegment ist und als solches in jedem Falle zu dem Fruchtblatte gehören muss.

Aus dem angeführten Beispiele ist auch zu ersehen, wie Goebel bei der Abschätzung der Pflanzenorgane vorgeht: er fasst immer ein Organ so auf, wie es ist, ohne Rücksicht darauf, welche morphologische Bedeutung es hat. Auf diesem Standpunkt ist auch das ganze Werk Goebels gegründet, welches in seiner Art gewiss ein Meisterwerk ist und eine grosse Menge ausgezeichnete biologische Beobachtungen enthält. Goebel gesteht selbst an vielen Stellen, dass er sich um die morphologische Bedeutung der Pflanzenorgane nicht kümmert und hätte wohl getan, wenn er diesem Grundsatz treu geblieben wäre und denselben consequent durchgeführt hätte. Dann wären auch seine zahlreichen polemischen Ausfälle gegen manche morphologischen Ansichten entfallen. Warum polemisiert Goebel gegen die Foliolartheorie der Eichen, warum tritt er so scharf gegen die Sprosstheorie der Fruchtschuppe der Abietineen auf, warum verwirft er mit Entrüstung die Bedeutung der Abnormitäten für die Morphologie, wenn er öffentlich gesteht, dass er sich um die Letztere nicht bekümmert. Goebel, welcher in den anatomischen und physiologischen Ansichten des berühmten Sachs aufgewachsen war, hatte deshalb niemals ein Verständnis für die vergl. Morphologie und ebendarum auch gelangte er als Nichtmorpholog in morphologischen Discussionen immer zu zweifelhaften Resultaten, obzwar er sich in seinen biologischen und physiologisch-anatomischen Arbeiten stets als ein vorzüglicher Schüler seines berühmten Lehrers erwies.

2. Die Anatomie und die Entwicklung im jugendlichen Zustande haben für die morphologische Abschätzung der Organe keine Bedeutung.

Das Studium der Gewebe bei den Pflanzenorganen belehrt uns zwar über die biologischen Funktionen des betreffenden Organs, über die

morphologische Bedeutung desselben jedoch entscheidet dieses Studium nicht. Hier gilt die allgemeine Regel, dass jedes Organ mit einem solchen Gewebe versehen ist, welches dasselbe zur Ausübung einer bestimmten Funktion benötigt. Je zusammengesetzter die Funktion eines Organs ist, desto zusammengesetzter oder vollkommener ist sein Gewebe. Die Blätter z. B. verrichten im Pflanzenreiche in verschiedenen Formen verschiedene Funktionen (Assimilation, mechanische und geschlechtliche Funktionen etc.). Dem entsprechend sind in ihnen immer auch die Gewebe verschieden entwickelt. In verkümmerten, funktionslosen Schuppen ist das Gewebe äusserst unvollkommen, fast undifferenziert. Die Glieder der Gattung *Wolffia* (Lemnaceae) setzen sich lediglich aus einer gewissen Anzahl von gleichförmigen Zellen ohne Gefässbündel, ohne Spaltöffnungen, ohne Wurzel und ohne Achse zusammen und dennoch versetzen wir sie nicht unter die Thallus-Kryptogamen und zwar nur aus morphologischen Gründen.

Die Complicirtheit oder anatomische Vollkommenheit ändert also nichts an der morphologischen Bedeutung des Organs. Ob z. B. ein Gefässbündel in ein Organ eindringt oder nicht, ist für den Morphologen gleichgiltig. In die dornigen Emergenzen der Fruchtkarpelle von *Datura* tritt ein ganzer Kegel von Gefässbündeln ein und dennoch haben dieselben keine andere Bedeutung als die Trichomemergenzen. Es ist bekannt, dass ein und dasselbe Organ durch den Einfluss des Klimas oder Bodens bei einer und derselben Pflanzenart ein verschieden entwickeltes Gewebe haben kann (z. B. die Blätter der Gräser von trockenem oder feuchtem Boden, die Blätter derselben Pflanzenart, welche einmal im Wasser und ein andermal auf dem Trockenen wachsen u. s. w.). E. Dennert wollte das schwierige System der Cruciferen nach anatomischen Verhältnissen ordnen. Was für ein Resultat seine betreffenden Studien hatten, sehen wir am besten aus seiner Bemerkung: »Es kommen ja sehr häufig Fälle vor, dass einmal morphologisch sehr nahe stehende Formen infolge ihrer anatomischen Merkmale ganz unverhältnismässig differiren; auf der anderen Seite aber rücken morphologisch höchst divergente Formen in anatomischer Beziehung möglichst nahe zusammen.«

Die mächtig wachsenden und verschiedene Funktionen verrichtenden Organe haben zusammengesetzte Gewebe, während verkümmerte oder funktionslose Organe fast gar keine Gewebe besitzen, obzwar sie ihre morphologische Bedeutung nicht eingebüsst haben. Organe, welche die Bestimmung haben gleichen Funktionen zu dienen, weisen auch gleichgeartete Gewebe auf, obgleich dieselben eine ganz verschiedene morphologische Bedeutung besitzen. So z. B. haben die dicken Keimblätter der Leguminosen und das Endosperm der Caryopse der Gräser ähnliche Gewebe. In gleicher Weise zeigen die Wurzelknollen und Rhizomknollen ein gleichgeartetes Reservegewebe.

Der Stamm eines dicotyledonen Baumes ist eigentlich aus Gliedern (Anaphyten) zusammengesetzt; im reifen Alter zeigt sich uns derselbe

aber als ein einheitlicher, zusammenhängender Körper, welcher sein Central-system von Gefässbündeln und ein Rindensystem enthält. Von den gewesenen Blättern und Gliedern ist keine Spur mehr vorhanden, obzwar der Morpholog theoretisch diese Glieder hier voraussetzen muss.

Alle schon von Anfang an (congenital) zusammengewachsenen Teile der Pflanze, namentlich die Blütenteile (Kelchblätter, Kronblätter, Staubgefässe, Fruchtknoten) pflegen häufig anatomisch so geformt zu sein, dass wir an ihnen aus den Geweben die gewesenen Bestandteile nicht zu unterscheiden vermögen. Im Gegenteil finden wir im einheitlichen Organe manchmal die Gewebe so stark differenzirt, dass wir versucht werden, hier zwei verschiedenartige Organe zu suchen. Das gilt fast ausnahmslos von den Früchten, auf welchen die ursprünglichen Fruchtblätter oder Blütenbecher und andere Bestandteile niemals erkennbar sind; dagegen entstehen nach der Befruchtung auf der Frucht Gebilde mit verschiedenen Geweben. Die Frucht der Kirsche z. B. hat die äussere Hülle fleischig und die innere hart, steinig, obzwar diese beiden Schichten morphologisch demselben Karpell angehören. Die Steinfrucht der Gattungen *Cycas* und *Zamia* ist anatomisch derjenigen der Gattung *Prunus* auffallend ähnlich zusammengesetzt und dennoch stellt sie im ersteren Falle einen blossen Samen (ein gewesenes Eichen), im letzteren ein Karpell mit Eichen dar.

Anscheinend einfache, in Wirklichkeit aber aus mehreren, in einander verschmolzenen Bestandteilen zusammengesetzte Organe sind entweder durch congenitale oder durch die nachträgliche oder spätere Zusammenwachsung ursprünglich freier Teile entstanden. Der zweite Fall von Zusammenwachsung ist viel seltener (Reiche, *Flora* 1891). Dem Morphologen ist aber das Ergebnis beider Vorgänge gleichgiltig, es wäre denn, dass im zweiten Falle auch durch die Entwicklung seine theoretische Voraussetzung des ursprünglichen Zustandes der untereinander losen Teile bestätigt wird.

Wenn die fünfzipfelige Krone der Glockenblume (*Campanula*) entsteht, so treten zuerst auf der Oberfläche 5 Höckerchen hervor und zuletzt wölbt sich ein zusammenhängender Wall, welcher sich in ein glockenförmiges, ringsum zusammenhängendes Gebilde verlängert. Aus den fünf Zipfeln der Krone folgern wir, dass die ganze Krone theoretisch aus 5 ursprünglichen Blättchen zusammengesetzt ist. Dieses Urteil schöpfen wir auch aus dem ganzen fünfzähligen Plane der Blüte.

Das congenitale Zusammenwachsen müssen wir uns so vorstellen, dass die ursprünglichen Formen notwendigerweise aus freistehenden Teilen zusammengesetzt sein mussten. Im Verlaufe der Zeitalter wuchsen dieselben langsam zusammen, welche Eigenschaft allmählig stabil und vererblich wurde. Verwachsene Organe konnten hie und da auch durch plötzliches Erscheinen (durch Mutation) entstehen und dann weiter erblich sich fortpflanzen. Interessant sind in dieser Beziehung die palaeozoischen *Equisetaceen*, welche durchweg Quirle freier Blätter zeigen, während die jetzt lebenden

Schachtelhalme (*Equisetum*) in eine Scheide zusammengewachsene Blätter besitzen. Dass wirklich ein solches Zusammenwachsen nach und nach und immer aus ursprünglich freistehenden Teilen erfolgen musste, sehen wir wiederum aus der reihenartigen Vergleichung verschiedener Gattungen derselben Familie. So z. B. finden wir in der Familie der Saxifragaceen alle Übergänge zwischen dem vollkommen oberständigen oder freien bis zum vollkommen unterständigen Fruchtknoten und dies infolge des successiven Zusammenwachsens desselben mit dem Blütenbecher.

Gewissermassen ein entgegengesetzter Vorgang gegenüber dem Zusammenwachsen ist die Teilung. Ein einfaches Organ teilt sich ganz oder teilweise in mehrere Parteen. Eine solche Zerteilung ist manchmal so vollkommen, dass die Teile alle gleich sind, sowohl in der Form als in der Grösse und dass hier in dieser Beziehung der ursprünglich ungeteilten Partie gleich sind. Dies sehen wir an den verdoppelten Staubgefässen, an den Blättern der vielzähligen Wirtel u. s. w. Manchmal erscheinen in der ersten Jugend wirklich gemeinschaftliche Höckerchen, welche sich erst später in einzelne Bestandteile zerteilen (die Stamina der Gattungen *Hypericum*, *Tilia* u. a.) aber häufig erscheinen schon in der ersten Jugend auch die geteilten Bestandteile als geteilte Höckerchen. Manchmal erfolgt das Zusammenwachsen und die Teilung der Bestandteile in derselben Blüte, wie wir es an den Staubgefässen der Gattung *Corydalis* sehen. Doch diesen Gegenstand werden wir detaillirt in dem Kapitel über die Blüte behandeln. Wir machen bloss darauf aufmerksam, dass das grosse und gründliche Werk Payers in dieser Beziehung massgebend ist.

Aus den hier angeführten Beispielen und Bemerkungen geht jedoch bereits hervor, dass weder die Anatomie, noch die Entwicklung in der Jugend uns davon überzeugen kann, ob ein Organ ursprünglich einfach oder zusammengesetzt war. Die Blätter in den Wirteln der Gattungen *Galium* und *Asperula* entstanden ebenfalls durch Zerteilung der Nebenblätter der ursprünglichen zwei gegenständigen Blätter, sie sind sich aber anatomisch und in der Form so gleich, dass wir an ihnen nichts Geteiltes und Besonderes erblicken. Bloss in den Übergängen an den Zweigen, wo wir allmählich einfache Blätterpaare finden und dann in der Vergleichung mit verwandten Gattungen finden wir die Deutung der Blätterwirtel der genannten zwei Gattungen.

Es kann sonach nur die vergleichende Methode uns die Auslegung der verwachsenen oder geteilten Pflanzenorgane vermitteln, keineswegs aber die Anatomie oder die Entwicklung in der Jugend.

Auch ganze Systeme von Gefässbündeln und anderen Geweben können sehr verschieden entwickelt sein, ohne dass sich der morphologische Wert der betreffenden Pflanzengattungen ändern würde. Wir brauchen in dieser Beziehung bloss auf die zusammengesetzte und vollkommene anatomische Structur der baumartigen Gattungen der palaeozoischen Equisetaceen

gegenüber der jetzt lebenden Gattung *Equisetum* oder auf die baumartigen *Dracaenen*, *Yucca*, *Fourcroya* gegenüber den andern krautartigen Liliaceen hinzuweisen. Übrigens ist auch das bemerkenswert, dass wir in vielen Familien gleichzeitig sowohl kraut- als auch baumartige Gattungen finden.

Im Gegensatze hiezu müssen wir allerdings zugestehen, dass viele anatomische Eigenschaften ein vorzügliches Kriterium für die Beurteilung der Pflanzenverwandschaft und demnach auch der Pflanzenorgane bilden. Einige Beispiele: Die Compositen enthalten statt der Stärke Inulin, ja auch verwandte Familie der Campanulaceen enthält das letztere. Die ganze Abteilung der Cichoriaceen zeichnet sich gegenüber den anderen Compositen durch Milchgefäße aus und verrät dadurch auch ihre Verwandtschaft mit der Familie der Campanulaceen. Alle Labiaten scheiden in ihren Drüsen aetherische Öle aus. Alle Solanaceen enthalten giftige Alkaloide. Sämtliche Gentianaceen enthalten bittere Stoffe. Die Gattung *Erysimum* hat immer gelbe, die Gattung *Aster* stets weisse, rote, oder blaue Blüten. Die verwandten Familien *Urticaceae*, *Cannabaceae*, *Moraceae*, *Ulmaceae* besitzen in den Blättern die Cystolithen, deren Form sogar nach Weddell für verwandte Arten konstant ist.

Wenn solche anatomische Kennzeichen für ganze Verwandtschaftskreise gelten, so folgt daraus doch nicht, dass, wenn sich ein bestimmtes anatomisches Merkmal offenbart, dasselbe überall für alle andern Gattungen und Familien allgemein ist. Wir können z. B. nicht sagen, dass alle Euphorbiaceen Milchgefäße haben (denn es gibt unter ihnen viele, die sie nicht besitzen) oder dass alle Coniferen Harz führen (denn *Taxus* weist es nicht auf). Es ist eine fast allgemeine Erscheinung, dass die anatomischen Merkmale für bestimmte Verwandtschaftskreise nicht allgemein sind, weil immer Ausnahmen vorkommen und diese Merkmale also unzuverlässig sich erweisen. Wenn wir also bei der Abschätzung der systematischen und morphologischen Beziehungen anatomische Merkmale benützen wollen, so müssen wir dieselben immer in die zweite Reihe stellen d. h. so, dass sie niemals entscheidend sind.

Auch die Entwicklung in der Jugend jedes beliebigen Organs kann keine Bedeutung für die Morphologie haben. Pax in seiner Morphologie (l. c.) auf S. 11 bemerkt richtig: „... die Entwicklungsgeschichte zeigt unmittelbar, wie ein Organ entsteht, nicht, was es ist.“

Jedwedes Organ zeigt in der ersten Jugend sehr einfache Formen: Höckerchen, Vertiefungen, Wälle, Rinnen, aus welchen allerdings für die morphologische Wesenheit des fertigen Organs kein Urteil abgegeben werden kann. Auch morphologisch aus mehreren Teilen zusammengesetzte Organe wachsen in der Jugend als einfache und ungeteilte Organe auf. Die Jugendentwicklung erläutert uns demnach weder die Einfachheit noch die Zusammensetzung irgend eines Organs. Auch die Grössenverhältnisse und der Ort, wo das Organ in der Jugend sich entwickelt, muss nicht von Bedeutung für die Morphologie sein, weil es allgemein

bekannt ist, dass dasjenige Organ, welchem eine wichtige Funktion zugewiesen ist, sich gleich in der Jugend mächtig entwickelt, während die jugendliche Entwicklung eines reducirten Organs oder eines solchen ohne Funktion geringfügig ist. Auch der Ort, wo sich das Organ in der Jugend entwickelt, ist sehr häufig bezüglich der morphologischen Lage unentscheidend, denn häufig entwickelt es sich an derselben Stelle, wo es sich auch zur Zeit der Reife befindet und keineswegs dort, wohin es morphologisch gehört.

Ja, nicht einmal der zeitliche Vorgang, in welchem die Organe in der Jugend sich entwickeln, entscheidet darüber, ob ein Organ das erste und das andere das zweite ist, denn an vielen Beispielen kann es nachgewiesen werden, dass ein Organ, welches sich früher entwickelt, in der fortschreitenden genetischen Spirale das zweite und das zweite das erste ist.

Um dies zu beleuchten, wollen wir einige Beispiele anführen: Die Zweige der Weinrebe (*Vitis*) sind ein Sympodium in der Weise, dass die Ranke eigentlich der Abschluss eines jeden Gliedes ist; auf der Ranke sitzt ein Blatt, aus dessen Achsel ein neues Glied hervorwächst, welches sich in die Verlängerung des Zweiges stellt und die Ranke seitwärts drückt, so dass die letztere dann auf der einen und das Blatt auf der anderen Seite des ganzen Zweiges erscheint. Diese richtige Auslegung haben zuerst A. Braun und Eichler gegeben.

Nägeli und nach ihm Schwendener fanden auf Grund der Entwicklung des Vegetationsgipfels, dass der Zweig der Weinrebe einen wahren Terminalgipfel besitzt, welcher nicht nur die Blätter, sondern auch die Ranken seitlich abgliedert. Demzufolge erklärten sie den Zweig der Weinrebe als ein Monopodium, welches die Eigentümlichkeit hat, dass es die Achsenranke ausserhalb der Blattachsel (extraaxillar) trägt, was angeblich durch eine gewisse Dichotomie der Achse bei der Gattung *Vitis* erklärt werden könne.

Welchen Widersinn haben da Nägeli und Schwendener ausgesprochen! Also gegen alle Gesetze der Morphologie im ganzen phanerogamischen Pflanzenreiche sollen wir bei der Gattung *Vitis* extraxillare Zweige und eine wahre Dichotomie haben!

Statt, dass Nägeli aus seiner Beobachtung die Consequenz hätte ableiten sollen, dass obgleich bei der Gattung *Vitis* die Ranke wirklich terminal ist, dieselbe demnach schon in der Jugend sich als seitliches Höckerchen zeigt, dass demnach daraus klar hervorgeht, dass die morphologischen Erkenntnisse sich mit jenen der Entwicklung nicht immer decken, gab er eine so unrichtige Erklärung der Zusammensetzung des Zweiges der Weinrebe.

Ein anderes Beispiel: der Blütenstand der *Boragineen* ist das bekannte Boragoid, welches der Morphologie gemäss sympodial in Gestalt einer Wickel zusammengesetzt ist und zwar derartig, dass es auf der oberen

Seite zwei Reihen von Blüten und unterhalb derselben zwei Reihen von Bracteen trägt. Der ganze Blütenstand zeigt also eine obere und eine untere Dorsiventralseite. Da sagte Goebel: Das ist ein monopodialer Blütenstand, welcher infolge des Geotropismus sich in die Wickelgestalt umgewandelt hat. Hier ist es also wieder die geotropische Entwicklung welche diese unrichtige Auslegung gezeugt hat.

Noch ein Beispiel: In den Blüten einiger *Commelinaceen* entwickelt sich (nach Payer, Baillon u. A.) der Innenkreis von Staubgefässen früher als der Aussenkreis, obgleich nach dem akropetalen Verlaufe der äussere Kreis der erste und der innere der zweite ist.

Ein anderes Beispiel: Blütenobdiplostemonie besteht darin, dass aus zwei Staubgefässkreisen (bei den *Geraniaceen*, *Oxalidaceen* u. A.) der äussere Kreis über den inneren sich hinüberschiebt, so dass der innere Kreis zum äusseren und der äussere zum inneren wird. Hier sollen tatsächlich in einigen Fällen im jüngsten Stadium die äusseren Staubgefässe auf der Aussenseite als erste sich entwickeln und erst später vor den zweiten Kreis sich hinüberschieben. Aber Frank und Schumann behaupten, dass in manchen Fällen auch die obdiplostemonischen Kreise der Staubgefässe sich akropetal entwickeln, nämlich so, wie sie sind, — also die äusseren später und innerlich, und die inneren früher und äusserlich. Hier widerspricht demnach die Entwicklung in der Jugend der zeitlichen und örtlichen Bedeutung der obdiplostemonischen Staubgefässe. Hier sieht man zugleich, dass die Entwicklung denselben Gegenstand auf verschiedene Art erklärt, dass sie also für die Morphologie wertlos ist.

Noch ein Beispiel: Dass 5 Staubgefässe in der Blüte der Gattung *Primula* vor den Kronzipfeln stehen und dass es notwendig ist, dieselben noch durch einen Kreis abortirter Staubgefässe zu ergänzen, ist bekannt. Schleiden und Wigand aber haben gefunden, dass der fünfzählige Kreis der Staubgefässe der Primel sich in der Jugend als unscheinbare Höckerchen auf den Haupthöckern der Krone entwickelt und daraus leiten sie ab, dass hier die Staubgefässe blosse Anhängsel(!) der Kronenblätter sind. Über diesen Unsinn brauchen wir allerdings keine überflüssigen Betrachtungen anzustellen.

Und schliesslich ein Beispiel aus der neuesten Literatur. In Engers »Natürl. Pflanzenfam.«, in der Monographie der Familie der *Orchidaceen* erklärt Pfitzer ganz ernstlich, dass der unterständige Fruchtknoten der Blüte der Orchideen als hohler Blütenstiel betrachtet werden muss, welche Ansicht bei den älteren Botanikern auf Grundlage der Entwicklung in der Jugend entstanden war. Die blosse Vergleichung mit einer Reihe von Familien der Monocotylen muss uns überzeugen, dass der Fruchtknoten der Orchideen aus 3 Fruchtblättern, wie bei allen verwandten Familien zusammengesetzt sein muss. Ist ja doch der Blütenplan der Orchideen ganz nach dem Grundplan der Familie der *Liliaceen* angeordnet und wenn bei dieser Familie der Fruchtknoten deutlich aus 3 Fruchtblättern gebildet erscheint

so kann er bei den Orchideen auch nicht anders gebildet sein. Übrigens findet man bei dem Typus der Lilioideen alle Übergänge zwischen dem ober- und unterständigen Fruchtknoten, wobei nach einem Achsenbecher keine Spur wahrzunehmen ist.

Aus all' dem geht hervor, dass die vergleichende Morphologie alle Angaben über die Entwicklung der Organe in der Jugend ignorieren muss, wenn sie Irrungen und Ungenauigkeiten vermeiden will. Die auf der Entwicklung in der Jugend gegründete Morphologie ist ein Ding der Unmöglichkeit. Die Mehrzahl der Botaniker der älteren und manche noch in der jetzigen Zeit haften hartnäckig an den Anschauungen der Entwicklung in der Jugend (R. Brown, Schleiden, Nägeli, Schwendener, Sachs, Goebel, Schumann) und vielleicht eben deshalb, weil diese sonst ausgezeichneten Forscher so viele Conflicte zwischen den Entwicklungsbeobachtungen und den morphologischen Anschauungen gefunden haben, konnten sie sich für die morphologische Wissenschaft überhaupt nicht erwärmen. Wie die Morphologie zwischen den Entwicklungs-Vorurteilen herumtaumelte, sehen wir am besten bei Wigand. Dieser tiefe Denker stand eigentlich bereits auf demselben Standpunkte, wie die heutige vergleichende Morphologie, denn er gelangte in seinen Erwägungen über die Metamorphose der Pflanzenorgane zu der Ansicht, dass die letzte Elementareinheit der phanerogamen Pflanze das Blatt sei; er hob nachdrücklich hervor, dass nur durch die vergleichende Methode morphologische Anschauungen aufgebaut werden können; er verteidigte die Bedeutung der Abnormitäten für die Morphologie, aber trotzdem stellte er die Entwicklungsgeschichte höher als die Abnormitäten und so hat er zwar die hauptsächlichsten Gesetze der Morphologie richtig aufgestellt, war jedoch genötigt gleichzeitig zu jedem Gesetze eine Menge von Ausnahmen hinzuzufügen. So hat er z. B. gewusst, dass in abnormen Fällen der Fruchtknoten der Gattungen *Trifolium* und *Lathyrus* sich in ein Blatt umwandelt, aber trotzdem hat er angenommen, dass auf Grund der Entwicklung in der Jugend alle Fruchtknoten der Leguminosen ein Achsengebilde sind. Ein andermal sagt er wieder, dass, obgleich in abnormen Fällen der unterständige Fruchtknoten der Compositen und Umbelliferen sich in einen oberständigen verwandelt und dass an seiner Basis freistehende Perigonblättchen sitzen, hieraus nicht geschlossen werden dürfe, dass hier vielleicht der Fruchtknoten mit dem Perianth zusammengewachsen sei und das er einen Fruchtblattcharakter habe, denn die Entwicklung in der Jugend liefern den Beweis, dass bei beiden Familien der Fruchtknoten ein Achsenorgan sei. Nach Wigand waren auch die Staubgefäße einmal eine Umbildung der Blätter, ein andermal eine Achsenumbildung, da die Placenten und Eichen in jedem dieser Fälle etwas Anderes bedeuten, jenachdem was hierüber die Entwicklung in der Jugend sagt.

Ein grosses Hindernis für die Ebnung der morphologischen Ansichten war der Umstand, dass die Blütenpläne nicht in anschauliche Diagramme

zusammengestellt wurden, denn aus der blossen Vergleichung der Blüten-diagramme kann jeder Morpholog schon die Bedeutung aller Blütenorgane herauslesen. In dieser Beziehung hat sich Eichler durch sein Meisterwerk »Blütendiagramme« unsterbliche Verdienste erworben. Leider wird in neuester Zeit häufig von der Benützung von Diagrammen und Schemas bei morphologischen Auslegungen Abstand genommen; es geschieht diess in der Regel nur dort, wo für die Morphologie kein Verständnis vorhanden ist.

3. Die Abnormitäten sind für die Morphologie sehr wichtig.

Dieses Thema wurde in letzterer Zeit von Stenzel sehr eingehend durchgenommen und aufgeklärt. Derselbe hat in seinem vorzüglichen Werke über die Abnormitäten bei den Orchideen auf die in dieser Beziehung unrichtigen Auffassungen Goebels polemisch geantwortet. Überdies hat schon Wigand im J. 1850 die Bedeutung der Abnormitäten gut begriffen und dieselben allseitig behandelt.

Die Lehre von den Abnormitäten (Teratologie) wurde bereits in der älteren Zeit gepflegt. Im J. 1814 hat G. Jäger eine Arbeit über Abnormitäten veröffentlicht und eine vollkommene Teratologie hat bereits im J. 1841 in Paris Moquin-Tandon herausgegeben. Nach diesem Autor seit dem J. 1851—1874 veröffentlichte hübsche und schön illustrierte teratologische Arbeiten Ch. Morren. Seit der Zeit wurde eine grosse Menge teratologischer Beiträge der Öffentlichkeit übergeben, von deren Inhalt man wenigstens kurze Nachrichten in dem ausgezeichneten Werke Penzigs finden kann. Vor dem hat der Engländer M. T. Masters eine vorzügliche, übersichtliche Teratologie im J. 1869 herausgegeben.

Der Erste, welcher es verstanden hat, in ausgiebiger Weise die teratologischen Befunde für die vergleichende Morphologie auszunützen, war Aug. Pyr. de Candolle; ihm nachfolgend hat sodann die Mehrzahl der älteren, hervorragenden Botaniker ernsthaft die teratologischen Erscheinungen in Betracht gezogen und dieselben zu morphologischen Auslegungen benützt.

Wir führen hier die klingendsten Namen der betreffenden Forscher verschiedener Nationalität an, wie: R. Brown, Lindley, Geoffroy de St. Hilaire, Brongniart, Röper, Engelmann, Schimper, A. Braun, Mohl, Stenzel, Caspary, Cramer, Morren, Čelakovský, Magnus, Örsted.

Ein ausgesprochener Gegner der Teratologie war in älterer Zeit eigentlich nur Sachs, in dessen Fussstapfen bis heute sein Schüler Goebel schreitet.

Es hat den Anschein, dass in demselben Masse, in welchem in der Neuzeit das morphologische Studium überhaupt im Niedergange begriffen ist, unter den Botanikern auch das Verständnis der Bedeutung der Pflanzen-

abnormitäten schwindet. Es gibt eine ganze Reihe von Botanikern, welche abnormen Erscheinungen und der betreffenden Literatur gar keine Beachtung schenken, ja manche haben sich direkt und schroff gegen deren Benützung in der Morphologie ausgesprochen (Solms-Laubach, Schumann u. A.).

Die teratologische Literatur ist zwar sehr umfangreich, aber ein grosser Teil derselben hat für die vergleichende Morphologie keinen Wert, weil sie eine blosser Beschreibung abnormer Fälle enthält, ohne aus denselben irgendwelche Deductionen für die betreffenden normalen Verhältnisse bei verwandten Pflanzen zu ziehen. Zum Begreifen teratologischer Fälle sind freilich auch morphologische Kenntnisse unbedingt erforderlich. Es geschieht häufig, dass gegen die Teratologie und Morphologie gerade von denjenigen angekämpft wird, welche dieser Gebiete unkundig sind und sich mit ganz anderen botanischen Disciplinen befassen haben.

Wigand und Stenzel machen mit Recht darauf aufmerksam, dass man die Bezeichnungen »Monstrosität« oder »Missbildung« nicht gebrauchen sollte, weil teratologische Fälle keine Monstra sondern Erscheinungen an der Pflanze sind, welche sich aus den morphologischen und biologischen Gesetzen ganz gut erklären lassen. Der passendste Ausdruck ist hier »Abnormität«.

Die Auslegung der Abnormitäten soll mit steter Rücksicht auf die normalen Verhältnisse bei demselben Pflanzentypus oder auch bei der ganzen Verwandtschaft erfolgen. Wenn ein spezieller teratologischer Fall in einen solchen Zusammenhang gebracht werden kann, so wird dadurch nicht nur seine Bedeutung, sondern auch die Bedeutung der betreffenden Organe in der ganzen Verwandtschaft bestätigt. Ein glänzendes Beispiel, welche Früchte das Studium der Abnormitäten bringen kann, ist die Spross-theorie der Fruchtschuppe der Abietineen, welche zuerst von A. Braun (1840) tradirt und welche in der neuesten Zeit energisch von Stenzel verteidigt worden ist.

Diese Theorie stützt sich auf Abnormitäten, welche an dem Zapfen der Gattungen *Larix*, *Picea*, *Abies* und *Tsuga* von einer ganzen Reihe von Forschern beobachtet wurden. Die Funde und Erklärungen aller dieser Autoren sind im Wesentlichen gleich, und im Wesentlichen sind sie in morphologischer Übereinstimmung mit den normalen Verhältnissen der Familien der Taxaceen und Ginkgaceen. Hieraus folgt, dass diese Lehre weder eine subjektive Ansicht eines Einzelnen, noch eine spekulative Phantasie ist, wie dies unlängst von Noll, Schumann und Solms-Laubach behauptet worden ist.

Im Ganzen genommen, ist die Morphologie der kryptogamischen Archegoniaten und Gymnospermen die interessanteste Partie in ganzer botanischen Wissenschaft. Hier ist der Schlüssel zu der phylogenetischen Entwicklung der Hauptzweige der Phanerogamen und zur Lösung der Evolutionsprobleme. Leider ist gerade hier die Kette des natürlichen Systems

infolge des Aussterbens wichtiger Typen in dieser Verwandtschaft am meisten zerrissen. Hiefür legt das Auffinden fossiler Archegoniaten in der älteren geologischen Periode Zeugnis ab. Es lässt sich zwar erwarten, dass die Phytopalaeontologie uns in der Zukunft noch viele wichtige Momente bieten dürfte; ehe dies geschehen wird, muss uns gleichsam als Ersatz dafür die Teratologie aushelfen. Deshalb sollte jeder abnorme Fund aus dem Gebiete der Muscineen, Charophyten, Pteridophyten und Gymnospermen sorgfältigst untersucht und wissenschaftlich ausgebeutet werden.

Es ist nicht leicht, die Definition der Pflanzenabnormität zu geben. Am besten wird dies wohl in der Weise geschehen, wenn wir sagen, dass abnorm jenes Organ ist, welches sich anders ausgebildet hat, als es in der Regel bei derselben Art stattzufinden pflegt. Aber auch diese ganz allgemein gehaltene Definition bringt uns in manchen Fällen in Verlegenheit. *Allium vineale* z. B. bildet in seiner Inflorescenz statt der Blüten lauter Zwiebelchen; *Poa bulbosa* blüht in manchen Gegenden überhaupt nicht, indem sie in ihren Rispen statt der Blüten vivipare Zwiebelchen bildet. In gleicher Weise verhält sich *Polygonum viviparum*.

In allen diesen Fällen sollte sich die Blüte so ausbilden, wie es bei sämtlichen Arten der betreffenden Gattung die Regel ist — wir haben hier also eine wahre Abnormität. Diese Abnormität ist aber zu einer regelmässigen Eigenschaft der betreffenden Arten geworden. Auch die ungeschlechtlichen Knospen, Zwiebelchen und Zellkörperchen der Moose sind zwar Abnormitäten, aber sie wurden für gewisse Arten normal.

Die *pelorischen Blüten* kann man nicht leicht als Abnormitäten bezeichnen. Sie sind eine regelmässige Erscheinung in den Blütenständen der zygomorphen Blüten, wenn eine entwickelte Terminalblüte im Blütenstande erscheint. Weil eine solche Blüte terminal ist, so wirken auf deren Entwicklung die geotropischen Kräfte anders als auf die übrigen, seitenständigen Blüten und muss sie sich folglich regelmässig entwickeln — sie ist also eigentlich eine normale, regelmässige, obzwar ungewöhnliche Erscheinung.

Auch die *kleistogamischen Blüten* sind keine normale Erscheinung und dennoch können wir dieselben nicht ohneweiters als Abnormität bezeichnen; sie sind teilweise eine regelmässige Eigenschaft mancher Arten (z. B. bei Gattung *Viola*) und sind in ihrer Zusammensetzung nichts Ungesetzliches. Die *Polyembryonie*, welche gewöhnlich mit der Parthenogenese in Verbindung steht, ist eigentlich auch eine Abnormität, aber eine solche, welche eine stabilisirte Eigenschaft gewisser Pflanzenarten geworden ist. Alle *Adventivknospen* sind eine aussergewöhnliche Erscheinung, denn gesetzmässig sind blos die Achselknospen; trotzdem ist es schwer sie als Abnormität zu erklären, weil sie eine allgemeine Erscheinung in der Pflanzenwelt sind.

Über die *Ursachen* der Entstehung der verschiedenen Abnormitäten wurden schon verschiedene Ansichten ausgesprochen. In vielen Fällen ist

allerdings kein Zweifel darüber, wie die Pflanzenabnormität entstanden ist. Es sind dies fast immer pathologische Fälle, wo infolge des Pilz- oder tierischen Parasitismus oder infolge der Entstehung ungewöhnter chemischen Stoffe einige Organe auf der Pflanze sich abnorm entwickeln. Es geschieht aber häufig, dass keine der eben genannten Ursachen ihre Wirkung ausübt und die Abnormität dennoch eintritt. Ja oft erscheint inmitten einer Menge von gesunden Individuen ein einziges vollkommen gesundes mit einer Abnormität, frei von jeglichem Parasitismus, welches sonach die gleichen Lebensbedingungen hat wie die benachbarten Individuen. Goebel behauptet, dass alle Abnormitäten krankhafte Zustände sind, welche deshalb für die Auslegung normaler morphologischer Verhältnisse sich als ungeeignet darstellen.

Nach Goebel sind die Abnormitäten monstrose Gebilde ohne allen Sinn und ohne Gesetzmässigkeit, welche demnach nichts beweisen und nichts beweisen können. Wenn Goebel sich nur ein wenig unter den verschiedenen teratologischen Fällen umgesehen hätte, würde er bald selbst genug Beispiele gefunden haben müssen, wo die Abnormität nicht durch eine Krankheit verursacht worden ist.

Schon Wigand hat richtig darauf hingewiesen, dass man zwischen den pathogenen und anderweitigen Abnormitäten unterscheiden muss und Masters spricht sich in seiner Teratologie in demselben Sinne dahin aus, »dass aus den oben angeführten Fakten zu erschen sei, wie die sogenannten monströsen Bildungen (mit Ausnahme der infolge von Krankheit oder von Verletzung entstandenen Erscheinungen) nichts Besonderes oder Fremdes gegenüber den normalen Pflanzen enthalten.«

Wenn wir auf einem ganz gesunden Individuum von *Veronica Teucrium* neben normalen Blüten auch reichlich solche mit einer fünfzipfeligen Krone finden, welche sonst normal entwickelt sind und sogar auch normale Samen hervorbringen, so wird dies gewiss Niemand einen krankhaften Zustand nennen und dennoch ist es eine Abnormität. *Fragaria elatior* mit vierzähligen Blättern ist sonst vollkommen gesund und normal, auch *Tilia* mit kapuzenförmigen Blättern trägt normale Blüten und Früchte und ist vollkommen gesund. *Melica nutans* mit ausgebildeten Bracteen unter den Rispenzweigen ist in sonstiger Beziehung normal und fruchtend. *Iris* mit ausgebildeter vierzähliger oder zweizähliger Blüte ist sonst ebenfalls normal, gesund und bringt Früchte. Die gefüllt blühenden Rosen (*Rosa*) sind ebenfalls keine pathologische Monstrosität.

Die Abnormitäten sind keineswegs in allen Fällen für die Morphologie ohne Sinn und Bedeutung, wie Goebel behauptet. Die morphologischen Abnormitäten stehen immer im Einklange mit andern Belegen, ja nicht selten bestätigen sie das, was theoretisch infolge der Reihenvergleiche ausgesprochen worden ist.

Einige Beispiele: Wenn *Forsythia* in abnorm entwickelten Blüten zwei freie Blumenblätter hat und so sich mit der Art *Fraxinus dipetala* und

gleichzeitig mit der theoretischen Voraussetzung, welche Eichler ausgesprochen hat, in Übereinstimmung befindet, so ist dies gewiss nichts Unsinniges. Also die vorhin aufgestellte Theorie wird durch die abnorme *Forsythia* bestätigt, und für Goebel ist es dennoch ein Unsinn.

Über die Deutung des Involucrum in der Familie *Dipsaceae* waren die Meinungen streitig, Eichler hat jedoch auf Grundlage der vergleichenden Methode das Involucrum für zwei verwachsene Bracteen (α , β) erklärt. Nun hat Steinheil tatsächlich in einem vergrüntem Blütenstande von *Scabiosa* an der Stelle des Involucrum zwei Bracteen gefunden. Ich selbst beobachtete an der *Scabiosa caucasica* einige Blüten, in welchen aus der Involucrumsachsel zwei andere gegenständige Blüten hervortraten. Diese zwei Blüten hatten aber an der Stelle des Involucrum zwei Bracteen, welche in der Form alle Übergänge vom normalen Involucrum zu grünen Hochblättern zeigen. Die Blüten selbst waren aber normal. — Hier haben wir ein glänzendes Beispiel, wo eine Abnormität die theoretische Erklärung Eichlers bestätigt.

Bei der Gattung *Iris* entwickelt sich manchmal statt eines Staubgefäßkreises noch ein zweiter Kreis, welcher bei den Iridaceen normal vollständig abortirt ist. Der Blütenplan der Iridaceen setzt diesen unterdrückten Staubgefäßkreis voraus und da erscheint wirklich dieser Kreis manchmal als Abnormität, ja Heinricher hat beobachtet, dass diese Eigenschaft sogar erblich wird. Eine solche Erscheinung ist doch gewiss nicht unsinnig!

Wenn die Blüte der Gattung *Campanula* statt der zusammengewachsenen fünfzipfeligen Krone fünf bis zur Basis freie Blätter trägt, so ist dies abermals nichts Unsinniges, weil die Theorie voraussetzt, dass diese Krone ursprünglich aus fünf freien Blättern durch Zusammenwachsung entstanden ist.

Die Blatthüschel der Kiefer (*Pinus*) werden als Kurztriebe erklärt, deren Vegetationsgipfel zwischen den Nadelblättern an der Basis verkümmert ist. Wenn sich nun der abnorme Fall ereignet, dass jener Gipfel zwischen den Nadeln weiter wächst so wie der normale Zweig, so ist dies wieder kein unbegreiflicher Unsinn.

Die Nadelblätter der Gattung *Sciadopitys* sind scheinbar einfach; theoretisch aber werden sie als eine Verschmelzung zweier Nadelblätter erklärt. Und wirklich haben sich schon Fälle gefunden, wo statt eines Nadelblattes zwei (ein geteiltes) beobachtet wurden, ja auch das wurde beobachtet, dass zwischen denselben der Zweig weiter wuchs. Das kann gewiss auch kein Unsinn sein.

Die vergrüntem und tatsächlich monstros aussehenden Blütenstände von *Cirsium*, *Carduus*, *Tragopogon* u. a. pflegen statt des gewöhnlichen Pappus unter der Krone fünf freie Kelchblätter zu haben. Der Pappus der Compositen wird nun wirklich als eine Umwandlung der ursprünglichen

fünf Kelchblätter ausgelegt, was auch bei einigen Gattungen normal vorkommt. Das müsste nach Goebel ebenfalls ein Unsinn sein.

Nach der Ansicht Goebels sind endlich sämtliche vergrünte Blüten eine bedeutungslose Monstrosität, obgleich eigentlich nur durch diese Blüten ein tatsächlicher Beleg für die theoretische Voraussetzung geboten wird, dass Kelch, Krone, Staubgefäße und Fruchtblätter verwandelte Blätter sind.

Derartiger Belege und Beispiele ähnlicher Art giebt es eine unendliche Menge. Wir ersehen daraus, dass die morphologischen Abnormitäten ein kostbares Material für die Auslegung der morphologischen Bedeutung der Pflanzenorgane sind.

Für Goebel sind die Abnormitäten nur etwas in physiologisch-biologischer Beziehung Interessantes. Er sucht bloss den Zusammenhang derselben mit den Lebensbedingungen. Wir bestreiten nicht, dass dieser Stoff für die Richtung der Studien Goebels sehr passend und interessant ist, aber die morphologische Bedeutung der Abnormitäten hat Goebel als Nichtmorpholog nicht einmal annähernd begriffen.

Es scheint, dass dieses Nichtbegreifen der Abnormitäten bei verschiedenen Autoren überhaupt darauf beruht, dass sie alle Abnormitäten nach einem und demselben Massstabe beurteilen. Und dieser Massstab pflegt fast immer ein krankhafter oder pathogener Zustand zu sein, in welchem viele Abnormitäten erscheinen. Das ist aber ein unrichtiger Standpunkt, denn die Abnormitäten sind verschiedenen Charakters und wenn auch manche Kategorien der Abnormitäten sich nicht in jedem Falle leicht unterscheiden lassen, so können wir doch in jedem einzelnen Falle ohne Mühe unterscheiden, ob er der Kategorie der pathogenen oder der Kategorie der morphologischen Abnormitäten zugehört.

Im Folgenden geben wir eine Analyse der Kategorien der Abnormitäten:

1. Pathogene Abnormitäten sind diejenigen, welche durch Insekten, Pilze, Verwundung oder Eindringen chemischer, der Pflanze schädlicher Stoffe verursacht worden sind. Alle diese Ursachen haben eine enzymatische Reizung des Gewebes zur Folge, wodurch verschiedene Auswüchse und Missbildungen oder Neubildungen (Gallen, Beulen u. s. w.) entstehen. Solche Neubildungen entsprechen allerdings keinen morphologischen Gesetzen und wäre es demnach gefährlich, auch wenn es sich um verlockende Fälle handelt, dieselben für die Morphologie auszubeuten. Dergleichen pathogene Erscheinungen stehen auf einer Stufe mit den pathologischen Neubildungen im Tierreiche und bei dem Menschen. Biologische Studien in dieser Beziehung sind freilich interessant, weil hier nicht nur den Physiologen, sondern auch den Chemikern ein dankbarer Stoff geboten wird.

2. **Extrem-Abnormitäten**, welche sich als Extreme normaler Verhältnisse darstellen, so namentlich betreffs der Grösse, Teilung, Anzahl, Farbe und Gewandung. Beispiele: *Ranunculus acer* hat gewöhnlich nur 5 Blumenblätter, oft aber sind ihrer fortschreitend mehrere, 6—12. Statt zweier Keimblätter pflegen an den Embryonen 3 und auch mehrere entwickelt zu sein. Statt zweier Nadelblätter in den Brachyblasten (Kurztrieben) der Kiefer zeigen sich nicht selten 3. An Stelle dreizähliger Blüten in der Familie der Liliaceen und Iridaceen sehen wir oft vierzählige oder zweizählige Blüten, manchmal sogar fünfzählige. Hierher gehören auch die mehrzähligen Kelche und Kronen, so die 6—8zipfelige Krone der Gattungen *Campanula*, *Myosotis*, *Centaurea* u. a., wobei die übrigen Blütenteile ungeändert bleiben. Dies muss gewiss auf Rechnung der Teilung gesetzt werden. Hierher gehören sämtliche Organe, welche mehr oder weniger tief in Zipfel, Lappen oder selbständige Bestandteile geteilt sind. So sind auch die verschieden geteilten Blätter aufzufassen, welche normal ungeteilt sind, die geteilten Petalen, Staubgefässe, Karpelle u. s. w.

Hierher könnten auch die verkahlten oder im Gegensatze dazu die stark behaarten Abnormitäten gerechnet werden. Im Ganzen sehen wir, dass in dieser Kategorie häufig keine genaue Grenze zwischen dem normalen und abnormalen Zustande gezogen werden kann.

3. **Durch Wucherung entstandene Abnormitäten**. Diese Abnormitäten entstehen durch allzuüppiges Wachstum mancher Organe oder energische und langdauernde Vegetationstätigkeit an bestimmten Stellen oder auch durch ungleichmässigen Wuchs. Was durch eine solche Tätigkeit entsteht, bekommt zwar ein eigentümliches Aussehen, aber es bietet für die Morphologie gewöhnlich nichts Interessantes oder Wichtiges, obzwar es den morphologischen Gesetzen nicht widerspricht. Hierher kann man alle Fasciationen, Torsionen der Achse, abnormale Blattstellungen am Stamme, Verrenkungen der Knospen aus der Blattachsel auf die Achse, die Durchwachsung der Blüten und Blütenstände, die Entstehung von Ästen statt der Blüten, die Verschiebung und Anwachsung der Blätter an den Tochterast, alle gefüllten Blüten (bei den Rosen u. s. w.), wo durch Wucherung sich mehr Petalen bilden als es der Blütenplan voraussetzt (keineswegs eine blosse Umwandlung der Staubgefässe in Petalen), die Durchwachsung der Früchte und Fruchtsände, die genähten und tutentörmigen Blätter, die Bildung von Catacorollen, die Verdoppelung von Zweigen, Zapfen, Früchten, die Entstehung einer Mehrzahl von Blättern u. s. w. rechnen.

4. **Morphologische Abnormitäten**. Die Abnormitäten, welche hierher gehören, sind diejenigen, welche sich als Umänderung von Organen in eine solche Form äussern, aus welcher sie phylogenetisch entstanden sind, oder welche eine Umwandlung in einen höheren Grad der Metamorphose zeigen. Hier haben wir also auf- und absteigende Umänderungen. Hierher muss man auch die Entstehung von Organen an solchen Stellen rechnen, wo dieselben normal gänzlich abortirt sind.

Die aufsteigenden Umwandlungen betreffen hauptsächlich die Blüten-
teile, wo der Kelch sich in die Krone umwandelt, die Krone in Staubge-
fäße und die Letzteren in Fruchtknoten.

Von diesen, durch ihre Bedeutung selbstverständlichen Fällen ab-
sehend, wollen wir unsere Aufmerksamkeit den übrigen Formen der Abnor-
mitäten dieser letzterwähnten Kategorie zuwenden, welche wir auch ata-
vistische Abnormitäten nennen können, weil wir an ihnen zu sehen
im Stande sind, wie sich daran das Organ in der Form zeigt, in welcher
es sich vormals befand, welche sich jedoch im Verlaufe der Zeit durch
biologische Adaptationen verändert hat. Diese biologischen Umwandlungen
erreichen manchmal einen so hohen Grad und solche Complicationen, dass
der Morpholog aus dem normalen Stande des betreffenden Organs keine
verlässliche Lösung zu geben vermag. Deshalb müssen wir als ein will-
kommenes und kostbares Hilfsmittel das Erscheinen der Abnormität eines
solchen Organs in atavistischer Form begrüßen.

Als Beispiel einer atavistischen Abnormität führen wir das
abgebildete Blatt der Erdbeere (*Fragaria elatior*), welche bekanntlich im
normalen Zustande nur dreizählige Blättchen am Stielende trägt. Stellen-
weise kommen aber auch Fälle vor, wo unter den drei Blättchen am
Blattstiele noch ein Blättchenpaar erscheint, ja ich fand sogar noch unter
diesem ein kleines Blättchen aus dem zweiten Paare (Fig. 1.). Aus diesem
abnormalen Falle erschen wir nun deutlich, dass das normal dreizählige
Blatt der Erdbeere durch die Verkümmern der unteren Blättchenpaare
entstanden ist. Diese aus einer Abnormität geschöpfte Deutung bestätigen
uns auch normale Verhältnisse bei der Gattung *Potentilla*, wo man Arten
mit unpaarig gefiederten und dreizähligen Blättern findet, wo sogar bei
einigen Arten auf derselben Pflanze Übergänge von gefiederten zu drei-
zähligen Blättern zum Vorschein kommen (*P. stolonifera* Lehm.). Unpaarig
gefiederte Blätter sind daher die ursprünglichen und bei den Rosaceen
allgemein verbreitet (*Agrimonia*, *Poterium*, *Geum*, *Rosa* u. s. w.)

Das Entstehen morphologischer Abnormitäten ist wahrlich eine bewun-
derungswerte Erscheinung. Verneinend müssen wir sagen, dass sie
niemals das Product einer parasitischen Ansteckung oder
überhaupt einer Krankheit sind. Nicht nur ich bestätige es, sondern
das Gleiche tun auch andere Autoren, welche sich mit der Beobachtung
dieser Abnormitäten beschäftigt haben, dass eine Pflanze, an welcher z. B.
vergrünte Blüten sich zeigen, vollkommen gesund und auch in sonstiger
Beziehung ganz normal ist, ja dass sie allenfalls auch inmitten anderer,
vollständig gesunder Individuen steht. Es kann auch geschehen, dass die
Vergrünung der Blüten an irgend einem Individuum Jahr für Jahr constant
wird. Ich habe beobachtet, dass eine Lärche, welche ausnahmsweise Zapfen
mit in Sprosse umgewandelten Fruchtschuppen trug, so lange sie existirte,
nur solche Zapfen hervorbrachte. Einen ähnlichen Fall beobachtete Örsted
an einer Fichte.

Meiner Meinung nach muss man die Erscheinung von morphologischer Abnormitäten dem plötzlichen Zurückkehren des Organs in seine ursprüngliche Form zuschreiben. Dieses plötzliche Vorkommen einer eigen-

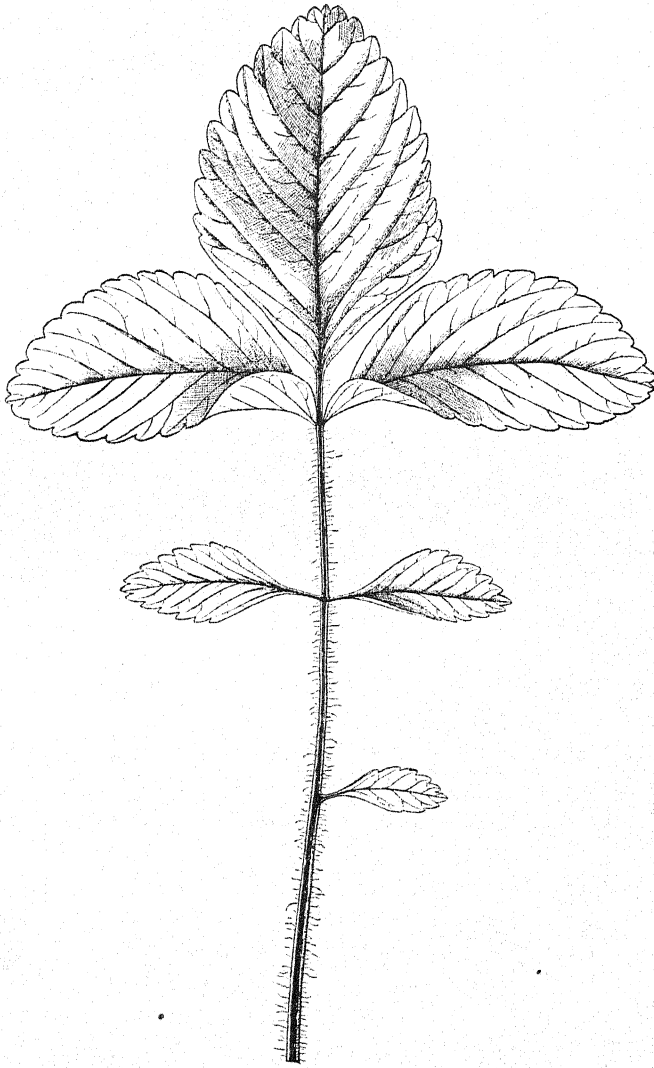


Fig. 1. *Fragaria elatior*. Unpaarig gefiedertes Blatt als Beispiel des Atavismus. (Original.)

tümlichen Gestaltung kann an einem Individuum dauernd, ja erblich werden; wir haben da eine Erscheinung nach der Mutationstheorie (Koršinski, Vries). Schon früher sagten wir, dass das Vorkommen eines zweiten Kreises von Staubgefäßen bei der Gattung *Iris* in einer

ganzen Reihe von Nachkommen sogar erblich werden kann. Auch die Extrem-Abnormitäten pflegen manchmal erblich zu werden, so z. B. die vierzähligen Blüten der sonst dreizähligen Liliaceen. Das ruft den Gedanken hervor, dass wohl auch ursprünglich bei *Paris* einmal plötzlich vierzählige Blüten aufgetreten sind, was in den nachfolgenden Generationen dann zu einer konstanten, spezifischen Eigenschaft geworden ist. Das Gleiche mag bei den zweizähligen Blüten von *Majanthemum* der Fall gewesen sein. Stenzel ist ebenfalls der Ansicht, dass auf diese Weise die abweichenden Gattungen der Liliaceen entstanden sein konnten.

Weil aus der Vergleichung der Familien der Monocotyledonen folgt, dass die Blüten der Iridaceen, Orchidaceen, Zingiberaceen u. s. w. durch Reduktion aus den trimerischen Blüten der Liliaceen mit zwei Staubgefässkreisen entstanden sind und die Blüten der Liliaceen aus den trimerischen Blüten mit polycyklischen Staubgefässen der Najadaceen und Alismaceen, so müsste es uns nicht überraschen, wenn bei einer Liliacee eine Abnormität gefunden würde, welche 3—5 Kreise dreizähliger Staubgefässe hätte. Bei manchen Arten der Gattung *Smilax* kommen in Wirklichkeit normal mehrere Staubgefässkreise vor und bei der Gattung *Yucca* hat in der Tat Nicholson mehrkreisige Staubgefässe beobachtet, welche er jedoch irrigerweise als serial auslegte.

Von der physiologischen Seite liessen sich z. B. vergrünte Blüten derart erklären, dass sich in den Geweben der Pflanze solche Stoffe in genügender Menge nicht gebildet habe, welche zum Bau normaler Petalen, Staubgefässe etc. erforderlich sind und dass infolge dessen die im Plane bereits gegründete Blüte in der Jugend an Stelle der Petalen Staubgefässe und Karpelle neuerdings grüne Blätter wie auf einem vegetativen Zweige zu bilden beginnt.

Diese Theorie habe ich bereits im Anfange des Jahres 1881 (in der Zeitschrift »Flora«, wo ich die vergrünzten Eichen der Gattung *Alliaria* behandelte) ausgesprochen, also fast gleichzeitig mit der bekannten, von Sachs im J. 1880 publicirten Theorie.

Die in die Kategorie der morphologischen Abnormitäten gehörigen Fälle sind folgende: alle vergrünzten Blüten, wo die Blütenteile sich in normale grüne Blätter verwandeln, wo auch die Eichen in flache Blattabschnitte sich verwandeln, ferner Blüten, in welchen die verwachsenen Kronen und Kelche sich in, wenn auch nicht vergrünzte, freie Blättchen verwandeln, weiter Blüten, bei welchen der unterständige Fruchtknoten zu einem oberständigen wird, wo die ursprünglich verdoppelten Staubgefässe einfache Staubfäden haben, ebenso alle einfache Blätter, welche im normalen Zustande geteilt sind, nicht minder die Umwandlung der Ranken und Dornen in die ursprüngliche Achsen- oder Blattform, schliesslich die Zerteilung verwachsener Blätter oder Achsen in die ursprünglichen Bestandteile und alle ausgebildeten Organe an Stelle von normal abortirten.

4. Homologien und Analogien im Pflanzenreiche.

Homologe Organe heissen jene Organe zweier verschiedener Pflanzenarten oder Gattungen, welche zu dem ganzen Pflanzenkörper in derselben Generation ein gleiches Verhältnis einnehmen, es mögen hiebei die Funktionen und äusserlichen Gestaltungen welche immer sein.

Die Blätter der Phanerogamen haben nicht nur an verschiedenen Pflanzen, sondern auch an derselben Pflanze die verschiedenartigste Gestalt; wir erkennen jedoch trotzdem aus ihrer Stellung an der Achse und an ihrem Verhältnisse zu den Seitenästen, dass es gleichwertige Organe sind. Sie haben manchmal auch die Gestalt von zarten Schüppchen, Stacheln und Borsten und doch sehen wir sie nicht als Trichome an, deren Stellung an der Achse und Verhältnisse zu den übrigen Organen der Pflanze anders ist.

Morphologisch homologe Organe nehmen je nach ihrer Funktion die verschiedenartigste Gestalt an, was zur Folge hat, dass manchmal auch dem vorsichtigen Morphologen die nicht leichte Aufgabe herantritt auch in den verborgensten Gestaltungen den Charakter des Organs richtig zu bezeichnen. Diese Erhebungen sind die eigentliche Aufgabe der vergleichenden Morphologie.

Die Ranken z. B. haben immer die gleiche Gestalt und Funktion und dennoch ist ihr morphologischer Wert oft verschieden. Einmal sind sie eine Umwandlung der Achse, ein andersmal eine Umänderung der Blätter und ein drittesmal eine Umwandlung der Nebenblätter. Die, die Winterknospen der Bäume deckenden Schuppen haben fast durchweg eine gleiche Gestalt und dennoch sind sie einmal eine Blatt-, ein andersmal eine Nebenblattbildung. Manche unterirdischen Rhizome haben die Gestalt und die Einrichtung echter Wurzeln. Manche verflachten Achsen nehmen die getreue Gestalt der Blätter an. Die schön gefärbten Hochblätter im Blütenstand ahmen die Krone nach. Dornen haben bald den Wert von Blättern, bald von Achsen, bald auch von Trichomen.

Die mannigfaltigste Gestaltung nimmt das Blatt darnach an, welcher Funktion es dienlich ist. Das Blatt kann auch die Achse nachahmen (*Juncus communis*), ja selbst die Wurzel (*Salvinia*).

Wir sehen sonach, dass manche Pflanzenorgane eine getreue Nachahmung anderer Organe sind, obzwar sie einen ganz verschiedenen morphologischen Wert haben. Solche Gebilde nennen wir Pflanzenanalogieen. Vergleichen wir einige Beispiele:

Der Blütenstand des Gänseblümchens (*Bellis perennis*) hat die ausgesprochene Gestalt einer einfachen Blüte. Der Volksmund bezeichnet daher auch diesen Blütenstand einfach als »Blüte«. Die Hülle vertritt den Kelch, die Strahlblüten nehmen die Stelle der Krone und die Röhren-

blüten jene der Staubgefäße und Fruchtknoten ein. Und vollends auch sind bei vielen Compositen die Strahlblüten des Randes steril, die inneren Röhrenblüten aber entweder blos weiblich oder bloss männlich. So haben in der Tat die genannten Bestandteile des Blütenstandes der Compositen vermöge ihrer Funktionen und Gestalt die Aufgabe einfacher Blüten übernommen. Wir haben da in Wirklichkeit eine biologische Blüte, aber einen morphologischen Blütenstand. Anders gesagt: der Blütenstand der Compositen ist eine Analogie der Blüte.

Eine noch treuere Analogie der Blüte ist das *Cyathium* der Euphorbien, wo die männlichen Blüten auf ein einziges Staubgefäß und die weiblichen auf einen einzigen Fruchtknoten reducirt sind und Beides in einer glockenförmigen Hülle, welche sogar auch drüsige Nektarien gebildet hat, sitzt. Das *Cyathium* ist eigentlich aus 5 männlichen Blütenständen und einer weiblichen Blüte zusammengesetzt — und all' dies bildet eine biologische Blüte. Allein häufig ist auch diese Blüte unscheinbar und der farbigen Krone entbehrend, wo dann sich auch diese »Blüten« in einen zusammengesetzten Blütenstand vereinigen, welcher von grossen farbigen Hochblättern umgeben ist, die bei der Art *E. pulcherrima* feuerig rot gefärbt sind und eine strahlentörmige Krone nachahmen. Hier haben wir also eine Zusammensetzung der »Blüten« in höherem Grade.

Der Blütenstand in der Familie der *Araceen* ist ebenfalls eine schöne Analogie der Blüte. Hier stellt die sogenannte *Spatha* die Krone und der innere Kolben mit seinen Blüten zum Teile die Staubgefäße, zum Teile die Fruchtknoten an der Blütenachse dar. Und wirklich pflegen die männlichen Blüten separat gruppiert und auf blosse Staubgefäße reducirt zu sein. Bei der Gattung *Spathicarpa* geht die Analogie der Blüte so weit, dass die Staubgefäße zu je 3—4 in scheinbar einfache, schildtörmige Staubgefäße zusammenwachsen (Synandrie) wie beim *Taxus*; die kahlen Fruchtknoten aber sitzen zwischen den Staubgefässen und ringsum befinden sich sogar knopfförmige Nektarien.

Bei der Gattung *Pistia* ist schliesslich der ganze Blütenstand der Araceen in ein scheinbares Blüthen mit einer Krone und einem einzigen Fruchtknoten und einem einzigen Staubgefäss (synandrium) umgewandelt.

Auch der Blütenstand der Umbelliferen und der Gattung *Iberis* nimmt häufig die Gestalt einer einfachen Blüte an.

Die Beispiele, wo die gefärbte Krone von anderen Bestandteilen des Blütenstandes vertreten wird, sind sehr zahlreich. Bei den Gattungen *Melampyrum*, *Hydrangea*, *Lavandula*, *Stoechas*, *Salvia*, *Horminum*, *Astrantia*, *Bougainvillea*, gerade so wie bei den Familien der *Musaceen* und *Bromeliaceen* sind es kronenartig gefärbte Bracteen; bei den Gattungen *Polygala*, *Delphinium*, *Aconitum*, *Helleborus*, *Eranthis*, *Calluna* sind die Kelche nach Kronenart gebildet; in den Familien der *Zingiberaceen* und *Cannaceen* sind die Staminodien kronenartig umgebildet.

Nicht selten ahmen ganze beblätterte Ästchen ein gefiedertes Blatt nach, dessen Funktionen sie tatsächlich übernehmen. Ein Beispiel hiefür haben wir an *Phyllanthus glaucescens*, *Luzuriaga*, *Eustrephus* u. a. Der glänzendste Fall dieser Art sind die beblätterten Ästchen der Gattung *Taxodium*, welche so wie die gefiederten Blätter im Herbst im Ganzen abfallen.

Im Gegensatze hiezu ahmen wiederum echte Blätter scheinbar Aeste oder Achsen nach. So sind die grossen, gefiederten Blätter der brasilischen *Guarua velutina* (aus der Familie der Meliaceen) immer grün und wachsen dieselben eine lange Zeit an der Spitze wie ein seitlicher Zweig langsam nach, indem sie fortwährend neue und neue seitliche Blättchen bilden. Die Blätter der Gattung *Lygodium* (eines Farenkrautes) wachsen aus einem unterirdischen Wurzelstocke heraus, indem sie einen fortdauernden Spitzengewachstum besitzen, wobei sie nach Art eines windenden Stengels an Gegenstände sich festranken.

Die verflachten, grünen Achsen der Gattungen *Xyllophylla*, *Phyllocladus* und *Myrsiphyllum* ahmen Blätter getreu nach.

Was wir bisher von den Pflanzenanalogieen gesagt haben, betraf ausschliesslich die zweite Generation, welche aus dem befruchteten Archegonium oder aus der weiblichen Zelle im Embryosacke entstanden ist. Diese Generation besteht aus lauter Anaphyten, von denen ein jeder für sich dem Sporogone der Moose gleicht. Die erste Generation, welche noch beträchtlich in Gestalt des Prothalliums bei den Farnen entwickelt erscheint, ist die eigentliche Vegetationsgeneration bei den Muscineen. Dafür hat bei den Moosen die zweite Generation in der Gestalt des Sporogons eine verhältnissmässig nur geringe Entwicklung erreicht. Aus diesem Grunde können alle Organe der ersten Generation bei den Laub- und Lebermoosen überhaupt nicht mit ähnlichen Organen bei den Phanerogamen (zweite Generation) verglichen werden. Die Blätter der Laubmoose sind nicht congruent mit den Blättern der Phanerogamen; das Gleiche gilt von den Stengeln der Laubmoose und Phanerogamen. Auch die Blüten der Laubmoose sind denjenigen der Phanerogamen nicht gleich. Detaillirter wird dieser Gegenstand in der Abteilung, welche von den Muscineen handeln wird, besprochen werden.

Alle genannten Organe der Laub- und Lebermoose sind bloss Analogieen ähnlicher Organe der Phanerogamen. Ja, hier haben wir die bemerkenswerteste Analogie im Pflanzenreiche, weil hier morphologisch gänzlich verschiedene Organe ähnlich ausgestaltet sind und eigentlich die Moospflanze mit allen ihren Bestandteilen der phanerogamischen Pflanze entspricht. Wir finden bei den Laubmoosen ebenfalls Rhizome, Knollen, Zwiebelchen, eine ähnliche Orientirung des Blattes zum Zweige, eine ähnliche Anordnung und Gestaltung der Blätter u. s. w. Und dennoch ist dies Alles keine Homologie, sondern bloss eine Analogie.

In der Literatur ist merkwürdigerweise bisher nirgends auf dieses Verhältniss zwischen den Laubmoosen und Phanerogamen hingewiesen

worden, obzwar die Sache so deutlich ist. Wenn wir die Blätter und Stengel der Laubmoose mit den Blättern und Stengeln der Phanerogamen identificiren wollten, müssten wir consequent auch die Blätter und Stengel der Algen *Sargassum* und *Delesseria* mit den Blättern und Stengeln der Phanerogamen auf eine Stufe stellen, ja wir müssten auch die Rhizome, Wurzeln und Blätter der Gattung *Caulerpa* mit den entsprechenden Organen der Phanerogamen als identisch erklären.

Wenn wir über die bewunderungswerte Analogie zwischen den Muscineen und Phanerogamen nachdenken, so drängt sich uns der Gedanke auf, dass im Reiche der Pflanzenorganismen schon dem Plasma selbst von Urzeiten her die Fähigkeit gegeben worden ist, Organe bestimmter Formen zu erzeugen und dass diese in ihm gewissermassen latente Fähigkeit bei passenden Lebensbedingungen sich in tatsächlichen Formen geltend macht, es mag dies auf welchem Teile des Pflanzenkörpers immer sein. Nur dadurch vermögen wir uns die so oft sich wiederkehrenden Analogieen in den verschiedensten Winkeln des Pflanzensystems zu erklären. Es ist dies gewissermassen die Verkörperung der Ideen, welche dem Pflanzenplasma eingeimpft sind.

Das vergleichende Studium der Pflanzenanalogieen in verschiedenen Verwandtschaften führt uns zu wichtigen Schlüssen, was die Entstehung ähnlicher Organe und die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Pflanzentypen überhaupt betrifft. Es ist klar, dass auch zwei, nicht verwandte Pflanzentypen ähnliche Organe bilden können. Aus dieser Ähnlichkeit kann jedoch nicht gefolgert werden, dass diese beiden Typen sich aus gemeinschaftlichen Vorfahren, oder eines aus dem anderen entwickelt haben müssten, wie es die Evolutionstheorie gewiss auslegen würde. Auch die vergleichende Pflanzengeographie bietet uns Belege dafür, dass in den entferntesten Ländern bei gleichen Lebensbedingungen ähnliche Typen entstehen können. Wenn sich diese Gedanken auf den organischen Stoff überhaupt hinüberleiten liessen, so müssten wir alle organischen Formen als Resultanten der Lebens- chemischen und physikalischen Bedingungen ansehen. Die Typen der Pflanzen und Tiere sind eine mathematische Notwendigkeit gegebener Bedingungen, unter welchen sich der Welturstoff im Verlaufe der Zeit zusammengruppiert hat.

5. Reducirte Organe.

Wie in der Tier-, so kommen auch in der Pflanzenwelt verkümmerte oder gänzlich abortirte (unterdrückte) Organe vor. Beispiele: Bei den Cacteen verschwanden grösstenteils spurlos die Blätter an den Achsen; die stützenden Bracteen in der Blütentraube der Cruciferen sind vollständig verschwunden; unter dem Ährchen der Gattung *Setaria* befindet sich ein Bündel von Stielchen, an deren Ende die Ährchen voll-

ständig abortirt sind; neben dem fertilen Ährchen der Gattung *Cynosurus* steht immer ein kammförmiges Ährchen mit abortirten Staubgefässen und Fruchtknoten; in der Familie *Amarantaceae* verkümmern ganze Blütengruppen (*Pupalia*, *Cyathula*), indem sie sich in hackenförmige Stacheln verwandeln, welche dann den Früchten als Verbreitungsmittel dienen. Die erste Hauptwurzel der Farnkräuter und Monocotyledonen pflegt in der Regel bald nach der Entwicklung zu verschwinden. Bei den Blüten spielt die Abortirung eine Hauptrolle. Am häufigsten verkümmern die Staubgefässe, indem sie sich in Staminodien verwandeln oder auch ganz spurlos verschwinden. So verschwand der ganze Staubgefässkreis bei den Primulaceen und Iridaceen; bei den Labiaten verschwand eines der 5 Staubgefässe; bei der Gattung *Salvia* blieben gar nur 2 übrig; bei den Orchidaceen erübrigten von 6 Staubgefässen nur 2 oder ein einziges und bei den Marantaceen ging die Reduction so weit, dass von 6 Staubgefässen nur die Hälfte eines einzigen vorhanden ist. Das Abortiren der Blütheile hängt gewöhnlich mit der entwickelten Zygomorphie zusammen. In diklinischen Blüten finden wir häufig Rudimente des anderen Geschlechts.

Der vergleichende Morpholog erkennt den Verlust der Blütenbestandteile ohne Schwierigkeit aus dem Blüthengrundplan und aus der Vergleichung desselben mit verwandten Pflanzentypen, wo die abortirten Teile richtig entwickelt sind. So hat z. B. die Mehrzahl der monocotyledonen Familien ihre Blüten nach dem Grundplan der Liliaceen, aber meistens mit Abortirung der einzelnen Blütheile angelegt. Eine vollständige Abortirung der Staubgefässe oder anderer Blütheile wird manchmal durch die Rudimente in verwandten Gattungen verraten. So legen von der Abortirung eines Staubgefässkreises bei den Primulaceen die verkümmerten Schüppchen der Gattung *Naumburgia*, welche bei derselben anstatt der Staubgefässe des zweiten Kreises übrig geblieben sind, Zeugnis ab. Ein vorzügliches Hilfsmittel zur Constaturung der Abortirung von Blütheilen (und auch anderer Teile an Vegetativorganen) sind jene Abnormitäten, wo die verkümmerten Teile ausgebildet erscheinen.

Die Reduction und Abortirung von Blütheilen geht manchmal so weit, dass von der ganzen Blüte ein einziges Staubgefäss oder irgend ein Schüppchen erübrigt, von welchem wiederum nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, was für eine Bedeutung es hat. Ist eine Blüte in hohem Masse reducirt, so fällt es auch dem erfahrenen Morphologen manchmal schwer, dieselbe zu erklären und zu ergänzen und auf dieser Grundlage dann die verwandschaftlichen Beziehungen der betreffenden Pflanze zu bestimmen. Wir verweisen nur beispielsweise auf die Gattungen *Salix*, *Populus*, *Callitriche*, *Ceratophyllum*, *Platanus*, *Casuarina* und viele Gattungen der Familie der *Potamogetonaceen*, deren reducirte Blüten bisher nicht erläutert sind.

Allein nicht bloss die Blüten, sondern auch vegetative Teile sind manchmal so reducirt, dass die ursprüngliche Gestalt der Pflanze voll-

kommen verdeckt ist. So pflegt in der Familie der *Cytineen* die ganze Pflanze auf eine einzige Blüte reducirt zu sein, unsere *Cuscuta* ist ebenfalls stark reducirt; in der Familie *Podostemonaceen* pflegt die Reduction der Vegetativorgane so verworren zu sein, das es schwer fällt die Grenzen zwischen Achse, Blatt und Wurzel zu ziehen.

Die bemerkenswerteste Reduction der Vegetativ- und Blütenorgane finden wir in der Familie der *Lemnaceen*. Hier erübrigte von dem ganzen beblätterten Stengel ein einziges Blatt und von dem ganzen Blütenstande, sowie von der Blüte lediglich ein Staubgefäß und der Fruchtknoten. Die Blätter oder »Glieder« der Gattung *Wolffia* stellen uns zuletzt nur eine Gruppe von gleichförmigen Zellen dar, denn diese Glieder haben weder eine Wurzel noch Gefäßbündel, noch Spaltöffnungen. Zur Blütezeit erscheint in dem vertieften »Gliede« lediglich ein Staubgefäß und ein Fruchtknoten, wornach wir erkennen, das wir es mit einer Phanerogame zu tun haben. Wenn wir die Gattung *Pistia* nicht kennen würden, welche einen merkwürdigen Übergang zu den Lemnaceen bildet, so würde bis heute kaum Jemand ahnen, dass die *Lemnaceen* eigentlich reducirte Wasserpflanzen aus der Familie der Araceen sind. Wenn wir die prachtvoll blühenden und reichbeblätterten Gattungen *Arum*, *Anthurium*, *Caladium* u. a. mit der Gattung *Lemna* und *Wolffia* vergleichen, so sehen wir am besten, wie stark ein Pflanzentypus durch Reduction verändert werden kann.

An den Blüten der Phanerogamen können wir beobachten, dass die Polymerie und Polycyklie immer die Grundlage der ursprünglichen Blüte bildet, woraus fortschreitend durch Reduction oligomerische und oligocyclische Blüten sich gestalten. Dies können wir in der Gruppe der *Magnoliaceen*, *Ranunculaceen* und *Berberidaceen*, dann in der Gruppe der *Rosifloren*, in der Gruppe der *Butomaceen*, *Alismaceen*, *Juncagineen*, in der Gruppe der *Liliiflorae*, in der Gruppe der *Leguminosen* oder endlich in der Gruppe der *Capparidaceen*, *Papaveraceen*, *Cruciferen* und *Fumariaceen* verfolgen.

Bei der Beurteilung der reducirten Organe ist viel Vorsicht erforderlich, denn ein einfaches Organ, z. B. eine primitiv angelegte Blüte (beispielsweise bei den Apetalen oder bei den Amentaceen) musste sich nicht durch Reduction einer zusammengesetzten Blüte, sondern konnte sich auch von Uranfang selbst so einfach entwickeln. Man muss sich auch vor Augen halten, dass, wie in dem Tierreiche, es auch in der Pflanzenwelt viele Typen giebt, welche in ihrer Entwicklung im Verlaufe der Jahrtausende sich nicht verändert haben. Die Entscheidung, wann eine einfach organisirte Blüte eine Reduction und wann sie eine ursprüngliche Gestaltung ist, gehört allerdings zu den schwierigsten Aufgaben der Morphologie — wenigstens in manchen Fällen. Hier ist es notwendig, nicht nur die verschiedenen Pflanzentypen aus der Verwandtschaft zu vergleichen, sondern auch die palaeontologischen Fakta zu berücksichtigen. In diesen Fällen ist abermals die Teratologie das wertvollste Hilfsmittel. Es ist am leicht-

testen auf diesem Gebiete in ein unfruchtbares Theorisieren und in unbegründete Spekulationen zu geraten. So z. B. wäre es ein barer Unsinn, wenn man die Gymnospermen und Angiospermen in eine Evolutionsabhängigkeit bringen und die Blüten der Coniferen vielleicht zu Blüten der Angiospermen ergänzen wollte. Die Gymnospermen und Angiospermen sind parallele Pflanzenzweige, welche im Verlaufe der Zeitalter sich neben einander aus besonderen, selbständigen Voreltern entwickelt haben. Dies wird durch die Morphologie, Systematik und Palaeontologie dieser Pflanzen bewiesen. Deshalb stimme ich vollständig mit Goebel (Organographie I. p. 52) überein, welcher den Vorgang Čelakovský's »ein reines Phantasiegebäude« genannt hat, als dieser Forscher sich bemühte die Gymnospermen und Angiospermen in ein solches Verhältnis zu bringen und als Urbild der Blüten der Gymnospermen die Blüte der *Wekvitschia* bezeichnete, welche, wie bekannt, die Antänge beider Geschlechter hat. Hiezu kann ich noch beifügen, dass es nicht einmal genügend bewiesen ist, dass die *Gnetaceen* überhaupt zu den Gymnospermen gehören und dass es eben so wenig bewiesen ist, dass die *Gnetaceen* auch als Gymnospermen in irgend einem phylogenetischen Verhältnisse zu den übrigen Gymnospermen (z. B. zu den Coniferen) stehen.

Die grösste Bedeutung haben die Abortirungen oder Reductionen der Embryonalorgane. Die Verfolgung dieser Entwicklung ist für die Morphologie von sehr grosser Bedeutung, denn von hier aus schöpfen wir die Grundbegriffe der phylogenetischen Entwicklung der Hauptzweige des Pflanzenreiches. Die gewesene Moospflanze reducirt sich bei den Pteridophyten auf ein blosses Prothallium, bei den Gymnospermen auf ein blosses Endosperm und einige Zellen in dem Pollenkorn. Dagegen verwandelt sich bei den Phanerogamen das einförmige und primitive Sporogon der Moose in einen, aus einigen Organen zusammengesetzten Embryo, welcher später zu einem zusammengesetzten, ganzen Körper aufwächst, welcher einen Stengel, Zweige, Blätter, Wurzeln und Geschlechtsorgane von grosser Zusammengesetztheit trägt. Hier sehen wir also, wie sich gleichzeitig die erste Generation reducirt und die zweite Generation im Gegenteil zu einer erstaunlichen Mannigfaltigkeit und Vollkommenheit entwickelt. Doch über diesen Gegenstand wird detaillirter bei den Laubmoosen und Farnkräutern, dann im zweiten Teile gesprochen werden.

6. Das Studium der Keimpflanzen.

Auch das Studium der jungen Pflanzenstadien, welche sich eben aus den Sporen oder Prothallien oder Samen entwickeln, ist für die vergleichende Morphologie von grosser Bedeutung.

Bei den Kryptogamen wächst aus den Sporen nicht immer gleich die definitive Pflanze, sondern häufig bilden sich Übergangsstadien, welche

jenachdem, auch längere Zeit selbständig vegetieren können, ja manchmal mittelst ihrer besonderen Sporen und Vermehrungskörperchen sich fortzupflanzen vermögen. Aus dieser ersten Generation entwickelt sich erst die vollkommene Pflanze als zweite Generation. Als Beispiele führen wir das Protonema der Laubmoose, das Prothallium der Pteridophyten, die Gattungen *Batrachospermum* und *Lemanea*, das Mycelium der Pilze, die ungeschlechtlichen Stadien der Pyrenomyceten, Perisporiaceen und Mucorineen u. s. w. an.

Bei den Phanerogamen enthält schon der Same selbst einen Embryo mit den vollkommen entwickelten Bestandteilen der zukünftigen Pflanze (der Wurzel, den Blättern und der Achse). Nur ausnahmsweise bei einigen Typen (Orobanche, Orchidaceen u. a.) sind die Samenembryonen nicht in vollkommene Organe gegliedert. Auch bei den Phanerogamen entsteht manchmal aus dem Samen ein vorläufiges Stadium, aus welchem erst die definitive Pflanze emporwächst. Dieses Stadium (Orobancheen, Balanophoraceen, Hydnoraceen, Pirolaceen) entspricht weder der Achse noch der Wurzel und ist eine Art von Analogie des Protonemas der Laubmoose.

Ich habe es im Jahre 1892 mit dem Namen »Prokaulom« bezeichnet.

Die aus vollkommen entwickelten Samen keimenden Pflänzchen bieten uns häufig Manches, was morphologisch interessant ist. Aber nicht nur morphologisch interessante Momente, sondern auch constante Merkmale, durch welche ganze Gattungen und Familien charakterisiert werden, weisen uns nicht selten die Keimpflanzen auf. Die Systematik berücksichtigt gewöhnlich nur in geringem Masse diese Merkmale. Schon die Entwicklung der ersten Vegetativorgane belehrt uns über den Bau der vollkommen entwickelten Pflanze. Auf der jungen Pflanze entstehen Blätter in eigentümlicher Anordnung und von eigentümlicher Gestaltung, wie wir dieselben auf der entwickelten Pflanze nicht zu sehen pflegen. Diese Gestaltung erinnert uns nicht selten an die Formen anderer Arten und Gattungen, wodurch sie ihre Verwandtschaft mit denselben verraten. Es zeigen sich an ihnen also atavistische Formen. Auch pflegen die Blätter der Keimpflanzen einfach zu sein und erst an dem durch Wachstum sich streckenden Stengel teilen und gliedern sie sich allmähig, bis sie die Gestalt der zusammengesetzten Blätter der vollkommen entwickelten Pflanze erlangen. Ebenso lässt sich die Entwicklung der Nebenblätter, Ranken und Blattsprosse, die Entstehung der Knollen, Zwiebeln, Wurzelstöcke, Haupt- und Nebenwurzeln, der Bau der Sympodien in der Jugend schön verfolgen. Das Studium der Keimpflanzen ist auch deshalb dankbar, weil es auch an exotischen Pflanzen an den aus fremden Ländern zu uns gelangenden Samen ausgeübt werden kann. Es steht zu hoffen, dass die Morphologie in der Zukunft aus diesen Forschungen wichtige Fakta gewinnen wird.

7. Was ist mehr oder weniger vollkommen.

Dieses Thema scheint selbstverständlich zu sein und jeder Botaniker hat in dieser Beziehung seine festgelegten Begriffe. Niemand zweifelt daran, dass z. B. die *Spirogyra* unvollkommener ist als ein Laubmoos und ein Laubmoos unvollkommener als die Linde.

Der Begriff der Vollkommenheit einer Pflanze oder eines Organs identifiziert sich mit dem Begriffe ihrer Zusammengesetztheit, d. h. was vollkommener ist, ist auch complicirter und umgekehrt.

Bei den Zellkryptogamen, so insbesondere bei den Algen können wir das Vorschreiten der einfachen zu den zusammengesetzteren Formen gut beobachten. Betrachten wir zum Beispiel die Reihe: *Closterium*, *Pandorina*, *Pediastrum*, *Spirogyra*, *Cladophora*, *Batrachospermum*, *Corallina*, *Polysiphonia*, *Delesseria*, *Sargassum*, *Fucus*. Hier deckt sich tatsächlich der Begriff der Complicirtheit mit jenem der Vollkommenheit.

Wenn wir jedoch über die *Charophyten* Betrachtungen anstellen, geraten wir schon in Verlegenheit, wie hoch wir dieselben in Bezug auf ihre Vollkommenheit einschätzen sollen. Niemand wird auch darüber Zweifel hegen, dass die Gefässkryptogamen weniger vollkommen sind als die Phanerogamen, obzwar wir darauf aufmerksam machen müssen, dass die palaeozoischen *Lycopodiaceen* und *Calamilaceen* auf einer hohen Stufe der morphologischen und anatomischen Organisation standen.

In der recenten Zeit führen auf der Erde die Phanerogamen, welche allgemein als die vollkommensten Typen in der phylogenetischen Reihenfolge angesehen werden, die Herrschaft. Aus der Palaeontologie geht mit Sicherheit hervor, dass gerade diese Typen der Pflanzenwelt erst in der jüngsten Zeit massenhaft auf der Erde erschienen sind und dass sie gewiss weder aus den palaeozoischen Gefässkryptogamen noch aus den mesozoischen Gymnospermen entstanden sind. Ihre Ureltern entstanden wahrscheinlich zu derselben Zeit und aus ähnlichen kryptogamischen Formen wie die Gefässkryptogamen und Gymnospermen. Unsere Phanerogamen sind demnach gerade so alt, wie die Letzteren, nur dass ihre Ureltern infolge für sie ungünstiger Lebensbedingungen bis zum Eintritt der neuesten Zeit kümmernten, wo sie dann unter günstigen biologischen Umständen sich in erstaunlicher Menge entwickelten. Im Gegensatze hiezu kümmern und verfallen heutzutage die Gefässkryptogamen. Das Alter unserer »vollkommensten« Phanerogamen ist also das gleiche, wie bei den Gefässkryptogamen und Gymnospermen, nur die einst zurückgehaltene Entwicklung derselben ist modern, neu.

Ebenso wie die modernen Phanerogamen zu so vollkommenen Formen und zu einer derart erstaunlichen Mannigfaltigkeit der Typen gelangt sind, erreichten zur Zeit des Palaeozoicums die Gefässkryptogamen eine grosse Vollkommenheit und grossen Formenreichtum.

Es könnte wohl Niemand beweisen, dass unter den lebenden Phanerogamen einige Gattungen phylogenetisch vollkommener sind als die anderen. Dass manche Gattungen complicirter sind als die anderen, darüber gibt es keinen Streit (siehe z. B. *Arum*—*Lemna*, *Quercus*—*Podostemon*, *Rosa*—*Najas*, *Robinia*—*Casuarina*). Wir sehen also, dass die Begriffe der Zusammengesetztheit und Vollkommenheit sich hier nicht decken. Ich weiss nicht, wie Jemand beweisen könnte, dass die Monocotyledonen unvollkommener seien als die Dicotyledonen, oder dass die Amentaceen weniger Vollkommenheit besässen als die Choripetalen und Sympetalen. Ich weiss nicht, wie bewiesen werden könnte, dass die Coniferen unvollkommener seien als die Angiospermen. Es geht mir nicht ein, wie Jemand aus der Morphologie, Anatomie, Entwicklung und Palaeontologie beweisen könnte, dass die Coniferen aus den Cycadeen und diese aus den Farnkräutern entstanden seien.

Mit diesen Betrachtungen gelangen wir auf das Gebiet der Evolutionswissenschaft und schon aus den hier beigelegten Bemerkungen können wir den Schluss ziehen, dass es durchaus nicht so einfach ist sofort abzuschätzen, welcher Pflanzentypus in der phylogenetischen Reihenfolge der vollkommeneren sei und welcher wohl aus einem anderen sich entwickelt haben mochte. Auch wenn wir annehmen müssen, dass in engen Verwandtschaftskreisen sich Gattungen und Arten nach jenen Gesetzen entwickeln, welche Ch. Darwin zuerst synthetisch aufgestellt hat, so dürfen wir dennoch diese Descendenzentwicklung nicht dazu benützen, um mittelst derselben die Entstehung der Haupttypen der ganzen Pflanzengruppen begreiflich zu machen. Nach palaeontologischen und morphologischen Fakten urteilend gelangen wir zur Anerkennung des Parallelismus in der Entwicklung der hauptsächlichsten Typen aus gleichalterigen und gleich niedrig organisirten Ureltern (Polyphyletismus).

Doch dieses Thema ist ein sehr verwickeltes und wir verweisen diesfalls auf den dritten Teil, wo dieses Thema allseitig und in's Detail behandelt werden wird. Hier haben wir diese Frage blos berührt, damit es klar werde, welche Richtung unser ganzes Werk einschlagen wird.

I. Die Morphologie der Kryptogamen.

A. Thallophyten (Lagerpflanzen).

Der Körper der kryptogamen Pflanze ist auf den niedersten Stufen des Systems (bei den Algen und Pilzen) in verschiedenartigster Weise ausgebildet. Es sind dies kugelige, walzen- und tafelförmige, fädige, einfache oder verzweigte, strauch- oder bandförmige etc. Gebilde. Der Körper einer solchen Pflanze ist also nicht regelmässig gegliedert, er hat keine Organe, welche den in der ganzen Abteilung der Zellkryptogamen allgemein gültigen Gesetzen unterworfen sein würden und heisst der Thallus (Thallus).*) Auf dem Thallus bilden sich Sporen geschlechtliche oder ungeschlechtliche und zwar in verschiedener Weise. Die Spore ist eine einzelne äusserlich von einer Membran umgebene, unbewegliche oder vermittelt von Cilien bewegliche Zelle. Die Sporen mancher Rostpilze (*Phragmidium* u. a.) und Flechten (*Verrucaria*) sind mehrzellig; hier hat jedoch jede Zelle für sich als einfache Spore Geltung.

Der Thallus der Kryptogamen niederer Stufe enthält eine verschiedene Menge gleichmässig ausgebildeter Zellen (*Spirogyra*, *Chaetophora*, *Cladophora*, *Ulva*) oder auch ungleichmässiger Zellen, welche dann differenzierte Gewebe darstellen (*Lemanea*, *Polysiphonia*, *Fucus*). Aber nirgends sind wahre zusammengesetzte Gefässbündel entwickelt. Deshalb nennen wir bei Pflanzen dieser Abteilung auch Zellkryptogamen (*Cryptogamae cellulares*) im Gegensatz zu den Gefässkryptogamen (*Cryptogamae vasculares*).

Wie in der Tierwelt, so beginnen auch im Pflanzenreiche die Formen des Pflanzenkörpers, hier also des Thallus, mit aus nur wenigen Zellen zusammengesetzten oder gar einzelligen Gebilden. Die Algen und Pilze sind in den niedersten Familien sehr einfach zusammengesetzt. Es ist interessant zu beobachten, wie aus den einfachen Zellen sich fortschreitend

*) Die Bezeichnung »Thallus« rührt von *Acharius* her, welcher dieselbe zuerst im J. 1810 für die Bezeichnung des Flechtenkörpers anwandte.

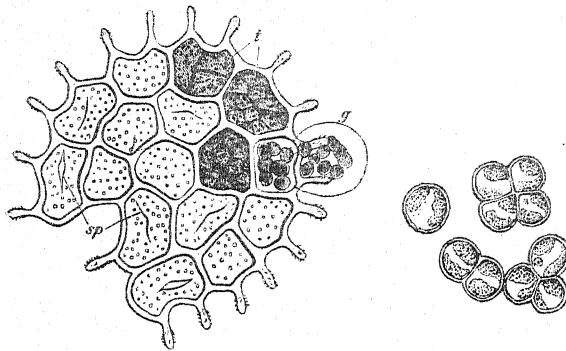


Fig. 2. *Pediasium granulatum*. Eine Scheibe bildende Zellen, g) aus einer Zelle tritt neue Tochterkolonie heraus, sp) entleerte Zellen. (Nach A. Braun.) — *Pleurococcus vulgaris* (rechts). (Original.)

hängender Körper, sondern eine verschiedenzzahlige Gruppe von selbständigen Zellen (Individuen), welche nur durch Gallertausscheidung zusammengehalten werden.

Auch die Gattungen der Familie der *Desmidiaceen* enthalten ihr ganzes Leben über nur eine einzige Zelle. Aber schon in der verwandten Familie *Zygnemaceae* kommen einfache Fäden vor, deren Zellen getreu dem einzelligen Individuum der Desmidiaceen entsprechen. Die Gattung *Chlamydomonas* lebt bis zu ihrem Absterben als gewimperte bewegliche Zelle. Viele Gattungen der Familie *Pleurococcaceen* (Fig. 2) leben als einzelne, unbewegliche Zellen, so lange sie existieren; in anderen Gattungen derselben Familie jedoch häufen sich mehrere Zellen in Kolonien zusammen. Die Gattung *Pandorina* unterscheidet sich dadurch, dass 16 solcher Zellen sich in eine bewegliche Kolonie gruppieren und in der Gattung *Volvax* sehen wir eine ganze, grosse, aus einer ungeheueren Menge gewimperter Zellen zusammengesetzte Kugel, welche sich im Wasser bewegt.

In den Gattungen *Pediasium* (Fig. 2) und *Hydrodictyon* bilden im vegetativen Zustande die Zellen Kolonien (Coenobien), bei ersterer Gattung in einer tafelförmigen Form, bei der letzteren in Form eines hohlen Netzes. Wenn die Fortpflanzung eintreten soll, so teilt sich der Inhalt einer Zelle in eine Menge beweglicher und freier Zellen, welche sich sodann beruhigen, in eine der Mutterkolonie ähnliche Tochterkolonie zusammengruppieren und endlich herausströmen, um zu der natürlichen Grösse heranzuwachsen. Hier sehen wir also schön,

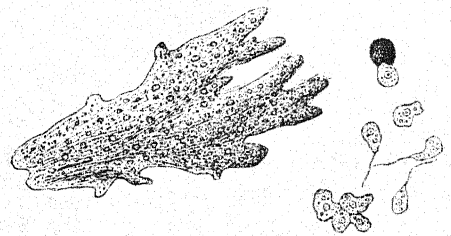


Fig. 3. Plasmodiumbildung der Myxomyceten. Links Plasmodium, rechts keimende Spore und bewegliche, hautlose, amöbenartige Zellen, welche auch zusammenfliessen können.

ein mehrzelliger und demnach zusammengesetzterer Thallus entwickelt. Die Diatomen sind Pflanzen, welche eine einzelne Zelle als Individuum darstellen. Während ihres ganzen Lebens verbleiben sie als einzelne, selbständige Zelle. Wenn die Diatomen buschig, in Fäden oder Ketten auftreten, so ist dies kein zusammen-

wie aus den ursprünglich einzelligen Individuen mehrzellige Lager entstehen.

Auch die Glieder in der Familie der *Cyanophyceen* sind durch grosse hyaline Zellen von einander geteilt und veranschaulichen uns derart (*Nostoc*, *Rivularia*) die Zellenkolonien. Die Bildung der sogenannten Hormogonien (d. h. neuer Glieder in den Mutterzellen) entspricht gleichfalls vollkommen den Kolonien bei den Gattungen *Pandorina* und *Pediastrum*.

Die niedrigste Pflanzenform ist demnach eine einzelne Zelle. Hierbei müssen wir jedoch noch zwei Fälle unterscheiden. Eine solche Zelle kann äusserlich von einer Membran umgeben sein, während ihr Inneres aus dem Plasma, Nucleus und noch anderen plasmatischen Bestandteilen besteht. Derartig waren alle Zellen der vorgenannten Gattungen. Es gibt aber auch solche Zellen, deren Inhalt blos aus dem Plasma mit einem Kern (nucleus), ohne Zellmembran besteht. Solche Zellen können auch in grosser Menge ineinander fliessen, indem sie eine formlose breiartige Masse bilden, wie wir dies in dem sogenannten Plasmodium der Myxomyceten sehen. Derlei Plasmodien (Fig. 3) können wir in den Wäldern auf Moos, Baumstrünken, vermodernden Blättern, in Form eines weissen, gelben oder rötlichen Breies bis zum Durchmesser von einigen Centimetern finden. Diese unansehnliche Masse ändert beständig ihre Form und bewegt sich sogar sehr langsam von Ort zu Ort. Im Wasser zerfällt sie in winzige unregelmässige Teilchen von amoebischer Beschaffenheit, welche wiederum leicht zusammenfliessen können. Nach längerer Zeit setzt sich das Plasmodium an einem geeigneten Substrate fest, worauf es fest wird, indem es zugleich in sonderbare Fruchtgebilde aufwächst. Es sind dies feste, rindenartige Überzüge oder in Kolben endigende Stielchen oder endlich bis erbsengrosse Kügelchen, worin sich in grosser Menge staubartige Sporen bilden. Aus der Spore keimt aus der festen Aussenwand abermals ein amoebenartiges Körperchen von unregelmässiger Form mit peitschenförmigem Ende, innen mit einem Kerne und einer Vakuole hervor. Dieses Körperchen bewegt sich im Feuchtem oder im Wasser und nachdem es sich einem anderen genähert hat, fliesst es mit demselben zusammen, bis endlich wieder ein grosses, lebendiges Plasmodium entsteht.

Bei den Myxomyceten haben wir also einen Lebens- oder Vegetationszustand der Pflanze, welcher durch ein blosses Plasma vertreten ist — es ist dies der niedrigste Begriff des Pflanzenkörpers überhaupt.

Auch bei den Algen haben wir ein merkwürdiges Zusammentreten des Plasmas in umfangreiche Körper. In der Familie der *Siphoneen* finden wir Gattungen (*Caulerpa*, *Vaucheria*, *Botrydium*), deren Körper einem verschiedenartig gebildeten Sacke ähnelt, dessen Wände von der Zellmembran gebildet werden. Bei der Gattung *Botrydium* ist dies ein, etwa wie eine kleine Erbse grosses, grünes Kügelchen, welches auf dem Schlamme austrocknender Gewässer in Menge zu sitzen pflegt. Die Basis der Pflanze steckt mittels wurzelartiger Ästchen im Schlamme, welche jedoch mit der

Höhlung des oberirdischen, kugelförmigen Teiles kommunizieren. Der kugelige Teil ist grün, der wurzelartige blass. Die *Vaucheria* bildet wiederum an nassen Wiesenstellen und in Gräben grüne, bis einige Centimeter lange Fäden, die keine Querwände besitzen und inwendig eine einzige, zusammenhängende Höhlung bilden, welche mit Plasma gefüllt ist. Auch hier ist der basale Teil wurzelartig verzweigt, was zur Befestigung in der Erde dient. Am sonderbarsten aber ist die *Caulerpa* (Fig. 4), eine Meeresalge, gestaltet. Dieselbe wird bis fusslang und ahmt in auffallender Weise eine phanerogame Pflanze nach! Ihr oberirdischer Teil ist in Gestalt gezählter Blätter, verzweigter Bäumchen, Bänder, geteilter Zweige ausgebildet, woran wieder verschiedene Höckerchen und Nadeln, gleich den Blättchen an den Zweigen des Bärlapps sitzen (siehe die Monographie von Weber.). Der untere Teil ist in kriechende Rhizome umgebildet, welche in die Erde eindringende verzweigte Würzelchen treiben. Und all' das ist durch eine einzige Höhlung verbunden, in welcher loses Plasma schwimmt.

Noch merkwürdigere und zusammengesetztere Strukturen weisen die kalkigen, das Meer bewohnenden *Siphoneen* auf, welche die Korallen nachahmen, als welche man lange einige fossile Arten (*Haploporrella*, *Gyroporella* u. a.) wirklich gehalten hat. Von den lebenden führen wir z. B. die Gattungen *Cymopolia* und *Acetabularia* an. Auch bei diesen, aus so vielen Gliedern, Kanälchen und Kämmerchen gebildeten Formen gibt es nur eine einzige, gemeinsame Höhlung.

Früher wurden alle obengenannten Algen, so namentlich die Gattung *Caulerpa* als eine einzige, grosse und besonders ausgebildete Zelle ausgelegt. Jetzt aber, auf Grund der Beobachtungen Sachs' und Anderer ist man zu der Erkenntnis gelangt, dass das Plasma der *Caulerpa* von einer ganzen Menge von Kerne durchdrungen ist, so dass es, wie das Plasmodium der Myxomyceten, sich als eine aus einer grossen Anzahl von zusammengeflochtenen Zellen zusammengesetzte Kolonie darstellt. Nur dieses ganze Plasmodium der *Caulerpa* hat nach aussen die gemeinsame Zellwand ausgebildet.

Aus diesem Grunde gelangt Sachs zu dem Schlusse, dass die letzte Einheit der Pflanze nicht die Zelle, sondern der Kern (nucleus) ist, welcher aus eigener Kraft sich mit dem Plasma umgibt, der sich aus derselben eigenen Kraft teilen, ja auch die mit einer Wand umgebene Zelle erzeugen kann, und diese letzte Einheit des Pflanzenkörpers nennt er *Energide*.

Ich glaube, dass es für die Morphologie gleichgiltig ist, ob wir als letzte Einheit die Zelle mit dem Nucleus und dem Plasma ohne äussere Membran, oder die Zelle mit der Wand ansehen. Allerdings bildet der Nucleus den Mittelpunkt des plasmatischen Lebens, aber der Nucleus ist nur ein Bestandteil des ihn umgebenden Plasmas oder umgekehrt. Für uns ist es aber wichtiger genau festzustellen, ob die *Caulerpa* wirklich eine einzige Zelle (so wie die anderen *Siphoneen*) oder ein mehrzelliger Körper ist.

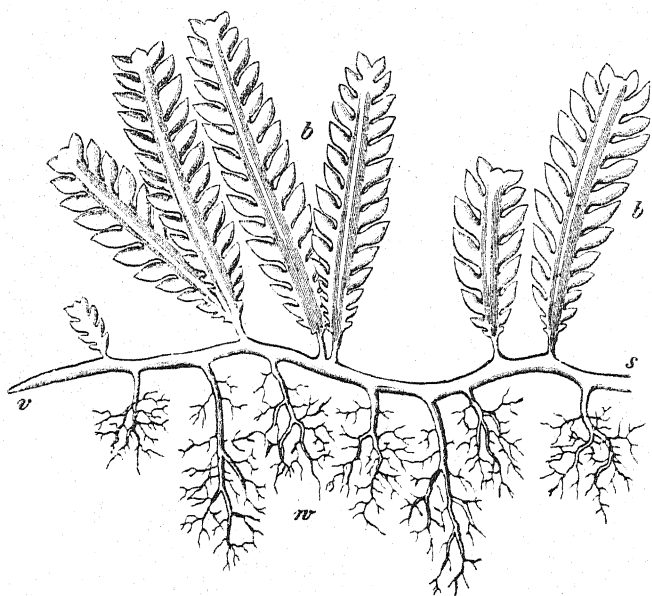


Fig. 4. *Caulerpa crassifolia*, ein Individuum in nat. Gr., v) Vegetationspunkt, w) Wurzeln, b) blattartige Ästchen. (Nach Sachs.)

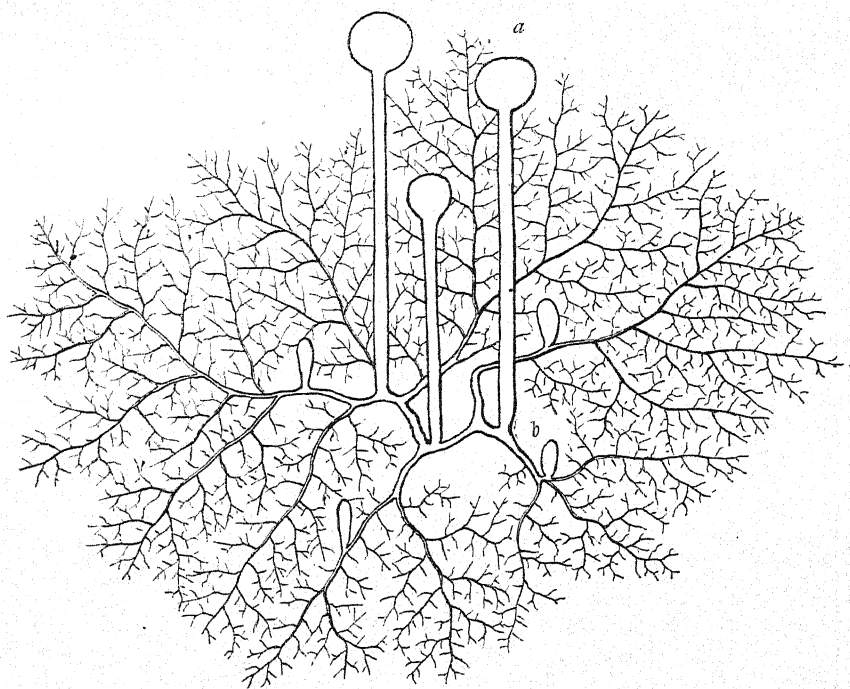


Fig. 5. *Mucor Mucedo*. Ein Mycelium, das sich aus einer Spore entwickelt hat, a) Sporenbehälter, unten Sporenbehälter in verschiedenen Entwicklungsstadien (b). (Nach War-
ming, Lehrb. S. 64.)

In dem zweiten Falle (in Sachs' Sinne) würde sie sich allerdings morphologisch von den Gattungen *Sargassum*, *Laminaria* etc. nicht unterscheiden.

Wir können in dieser Beziehung Sachs' Ansicht nicht teilen. Wenn wir uns umsehen, wo überall mehrkernige Zellen vorkommen, so finden wir, dass die Anwesenheit mehrerer Kerne für die Zelle nur eine spezifische Eigenschaft ist, dass jedoch dadurch der Wert der Zelle nicht geändert wird. Bei der Gattung *Cladophora* gibt es nach Zimmermann in den Zellen der Fäden(!) mehrere Kerne, obzwar hier Niemand daran zweifelt, dass die dieselben enthaltende Zelle eine einzige Zelle ist. Die verwandte Gattung *Ulothrix* hat bereits nur einen einzigen Kern in den Zellen, obzwar dies Zellen sind, welche mit jenen der Gattung der *Cladophora* als vollkommen identisch sich darstellen. Bei den Florideen sind bei derselben Art(!) die Zellen bald ein- bald mehrkernig und in der Abteilung dieser Algen sind ein- und mehrkernige Arten vorhanden.

In den Milchgefäßen der *Euphorbiaceen* finden sich viele Kerne, obzwar in der Jugend diese syphonisch verzweigten Gefäße sich als eine einzige, runde einkernige Zelle darstellen! Aus diesen Beispielen allein folgt also, dass sowohl die *Caulerpa* als auch ihre verwandten Gattungen sich als eine einzige, mehrkernige Zelle darstellen, und dass die Theorie Sachs' unrichtig ist. Wenn wir aber in der *Caulerpa* eine einzige Zelle haben, welche sich allein in die den Blättern, Stengeln, Rhizomen und Wurzeln ähnlichen Organe gliedert, so finden wir hier die merkwürdigste Analogie im Pflanzenreiche überhaupt, wo die blosse Zelle die wesentlichsten Bestandteile einer phanerogamischen Pflanze nachahmt. Das einzige Plasma einer einzigen Zelle vermag Organe zu entwickeln, welche bei den höheren Pflanzen von ganzen Gewebesystemen gebildet werden. Hieraus ersehen wir eine schöne Bestätigung der im Eingange angedeuteten Idee, dass die Entwicklung der Pflanzenorgane ein Ausfluss der im Pflanzenplasma enthaltenen latenten Befähigung ist. Das latente Programm der Organe verkörpert sich an den verschiedensten Stellen der Pflanze und in den verschiedensten Pflanzentypen, ja es kann sich in einer einzigen Zelle verkörpern, wie dies bei der *Caulerpa* der Fall ist.

Auch unter den Pilzen gibt es ähnliche Analogieen der *Caulerpa*, so besonders bei der Gattung *Mucor* (Fig. 5) und Verwandten dieser Gattung. Hier bildet eine einzige Zelle ein vielfach verzweigtes Mycelium, aus welchem aufrechte Stiele emporwachsen, an deren Ende sie eine kugelige Zelle tragen, worin die ungeschlechtlichen Sporen sich bilden. Diese ganze zusammengesetzte Pflanze ist eine einzige, syphonische, vielkernige Zelle. Dass es sich auch hier um eine einzige Zelle handelt, ersehen wir daraus, dass, wenn sie (bei der Gährung) in's Wasser gegeben wird, sich die Myceliumszweige durch Querwände gliedern.

Das Aufwachsen und die Formirung der mehrzelligen Pflanze bei den Algen beruht auf der wiederholten Teilung der Zelle in bestimmter

Richtung und an bestimmten Stellen. Bei den höchsten Algen (Florideae, Melanophyceae) differenzieren sich dann auch verschiedene Gewebesysteme, so des Rinden- und Centralgewebes. Sieh z. B. die Gattungen *Fucus* und *Macrocystis* (Kützing tab. 32). Die Differenzierung der Gewebe, auch bei den höchsten Phanerogamen, geschieht zu dem Zwecke, damit die verschiedenen Gewebe verschiedene Funktionen verrichten. Eine zusammengesetzte Phanerogame, welche mit grünen Blättern versehen ist, gleicht schliesslich einer grossartig eingerichteten chemischen Fabrik, wo mannigfaltige organische Stoffe erzeugt werden, welche sodann durch das Leitgewebe wie durch ein Beförderungsmittel auf den Bauplatz geschafft werden, auf dem die Pflanze neue Organe (Blüten, Ranken, Knospen, Knollen, Schuppen, Dornen etc.) producirt.

Die Differenzierung der Gewebe dient also zur Teilung der Arbeit. Die niedriger organisirten Thallophyten pflegen selten wann differenzierte Zellen zu haben und ist demnach auch deren Funktion bei allen die gleiche. Nur die zur Erzeugung von Sporen bestimmten Zellen pflegen anders geformt zu sein, was schon aus deren Zweck begreiflich ist. So hat die grosse, kugelige Kolonie der Gattung *Volvox* zwar alle Zellen gleich, aber die zur Erzeugung der Sporen und zwar sowohl der geschlechtlichen als der ungeschlechtlichen bestimmten Zellen sind grösser und anders gefärbt als die übrigen. Manchmal besteht ein ganzer Faden aus gleichen Zellen, nur die Basalzelle, vermittelt welcher der Faden an dem Substrat angeheftet ist, zeigt sich wurzelartig verzweigt (so z. B. bei der Gattung *Oedogonium*). Es ist ihr ein Befestigungszweck zugewiesen und deshalb ist sie anders gebildet.

Der Körper der Pilze, auch der grössten (Flechten, Gasteromyceten, Hymenomyceten, Tuberaceen) setzt sich blos aus vielfach verwobenen Fäden zusammen, so dass hier der Begriff eines zusammenhängenden, gleichmässigen Zellenkörpers entfällt. Aber trotzdem bilden sich auch hier aus den Fäden selbst verschiedenartig geschichtete Parteien dichter und schütterer, weicher und harter, gallertartiger, verschieden gefärbter u. s. w. Gewebe. Wir sehen also wieder, dass die Pflanze es vermag, aus verschiedenen Stoffen zu gleichen Zwecken gleich fungirende Organe zu schaffen. Vergleichen wir z. B. aus wieviel verschiedenen Gewebeschichten die *Nidularia*, der *Phallus* oder die *Usnea barbata* zusammengesetzt ist. Ein cylindrisches Zweiglein der *Usnea barbata* hat z. B. eine feste Rindenschicht, darunter ein weiches, schwammiges Gewebe, welches eine grüne Alge enthält, darunter ein ungewöhnlich lockeres, verwebtes inneres Markgewebe und schliesslich in der Mittelachse ein überaus festes Gewebe, welches gewissermassen die innere Rippe bildet. Ebenso sind die Peridiolen von *Nidularia* aus 4 Gewebeschichten gebildet.

Das Wachstum des Algen- und des Pilzkörpers erfolgt in verschiedener Weise. Die Fadenalgen wachsen in der Weise, dass sich eine beliebige, den Faden bildende Zelle teilt (Intercalarwachstum), wodurch sich der Faden verlängert (z. B. die Ulothrichaceen,

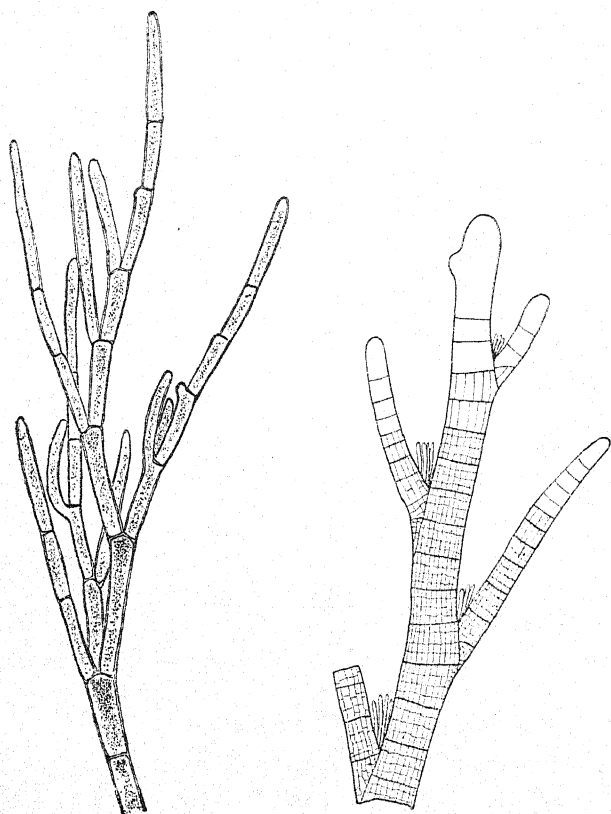


Fig. 6. *Cladophora glomerata*. Die Scheitelzelle a) segmentiert nach hinten Zellen, welche sich noch weiter verzweigen können. (Nach Sachs.) — *Stypocaulon scoparium* (rechts), Stück des Thallus. Die terminale Zelle segmentiert regelmässige Zellen, die sich noch weiter teilen; links an derselben ein Höcker, aus welchem eine Seitenzelle entsteht und ein Seitenzweig sich entwickelt. (Nach Geyler.)

Zygnemaceen, Oedogoniaceen u. a.). Bei der Gattung *Cladophora* (Fig. 6) und deren Verwandten finden wir bereits Anfänge des Terminalwachstums. Hier nämlich sondert die Terminalzelle nach hinten fortwährend neue Zellen ab, wodurch das Wachstum bewirkt wird. Ausserdem kann sich jedwede beliebige Zelle in der Mitte des Zweiges am Ende seitwärts in einen Höcker auswölben, dieser durch eine Querwand abteilen, wodurch ein Seitenzweig entsteht. Hier haben wir also die allerprimitivste Art der Gliederung in die Hauptachsen und die Seitenzweige. Bei den höher organisierten Algen (Melano-

phyceen, Florideen) findet sich fast durchweg das Terminalwachstum vermittels einer Terminalzelle, welche nach hinten fortwährend Zellen abgliedert, die sich abermals teilen, bis in dem alten Thallusteile ein vielzelliges Gewebe entsteht. Sehr schön sehen wir an der Familie *Sphacelariaceen* (zum Beispiel an *Stypocaulon scoparium* Kütz. nach Geyler, Fig. 6), wie an der Spitze der Hauptachse sich die einfache Zelle befindet. Diese Zelle kann auch einen Seitenhöcker bilden, welcher sich in Gestalt einer neuen Seitenzelle abteilt, die abermals einen Seitenzweig entspriessen lässt, der aber ein beschränktes Wachstum hat. Wir haben also hier bereits deutlich gegliederte Haupt- und Nebenachsen. In den Zweigwinkeln befinden sich haarförmige Auswüchse. Pringsheim (in seiner Abhandlung über diese Familie) bemüht sich Achsen, Blätter (Seitenzweige mit beschränktem Wachstum) und haarförmige Auswüchse (welche aus Aussen-

zellen entstanden sind) zu unterscheiden. Dass sich derlei Gebilde unterscheiden lassen, darüber ist wohl kein Zweifel (wir werden uns mit denselben später noch befassen), aber dieselben mit gleicher Terminologie wie bei den Organen der Phanerogamen zu identifizieren, ist gewiss unbegründet. Die grossen Tange und Rotalgen haben aber nicht bloss ein Terminalsondern gleichzeitig auch ein Intercalarwachstum, wodurch neue Gewebe gebildet werden und der Körper der Pflanze zunimmt.

Ein besonderes Wachstum hat die *Laminaria digitata*. Dieselbe hat einen Thallus in der Gestalt eines grossen gestielten Blattes, welches unten wurzelartig in dem Substrat befestigt ist. Die Spreite ist fingerförmig geteilt. Wenn die fingerförmigen Zipfel abgestorben und abgefallen sind, beginnt sich in dem ganzen basalen Teile oberhalb des Blattstiels das Gewebe neuerdings (intercalary) zu teilen, bis die Basis selbst in eine neue fingerförmig geteilte Spreite aufwächst. Dies wiederholt sich sodann.

Die Stabilisierung des Terminalwachstums in der Tätigkeit der Terminalzelle bei den Algen ist vom Standpunkte der vergleichenden Morphologie wichtig für die Vergleichung mit den Muscineen und Gefässkryptogamen, so überhaupt das Terminalwachstum mit regelmässiger Segmentation der Terminalzelle allgemein ist. Auch in dieser Beziehung weisen faktisch die vollkommen organisirten Tange und Rotalgen auf die höhere Stufe der Organisation der Muscineen hin. Wenn wir ferner auch noch das beachten, dass wir bei den grossen Tangen auch ganze Gewebesysteme, ja sogar Leitgewebe nach Art der Siebröhren finden und wenn wir erwägen, dass, wie wir noch hören werden, sich hier auch sehr bedeutend differenzierte Seitenorgane befinden, dann müssen wir in den Tangen einen unter den Thallophyten am höchsten entwickelten Pflanzentypus erblicken.

Wenn wir die Pilze mit den Algen vergleichen, so finden wir, dass die Ersteren den Letzteren gegenüber sehr niedrig organisirt sind, ja dass alle Pilze, abgesehen von den einzelligen Formen, bloss einen einzigen Pflanzentypus vorstellen. Wir haben hier nämlich bloss einfach gegliederte Fäden (Hyphen), welche vermöge der Terminalzelle heranwachsen, aber sich auch verzweigen können. Einen vielzelligen, in Gewebesysteme differenzirten Körper, wie wir denselben bei den Algen gesehen haben, gibt es hier nicht. Auch die grössten Formen der Pilze (*Boletus*, *Polyporus*, *Amanita*, *Cladonia*) sind aus einem Geflechte unzähliger Fäden gebildet. Das Wachstum eines Hutzpilzes erfolgt lediglich nur durch das Wachsen der Fadenenden, also eventuell auf der ganzen Oberfläche des Pilzes. Dieses Wachstum geschieht manchmal erstaunlich rasch, so dass in einer einzigen Sommernacht aus dem Mycelium ein mehr als 1 Kg. schwerer Pilz emporwachsen kann. Die grosse Tätigkeit der Pilzfäden in einem solchen Falle kann nur mit der merkwürdigen Tätigkeit der Bakterien bei der vegetativen Teilung verglichen werden. Es ist auch möglich, dass das Wachstum eines in so kurzer Zeit aufgewachsenen Riesenpilzes, welcher so viel Nährstoffe enthält, nicht allein durch die Aufnahme von Nahrungsstoffen aus

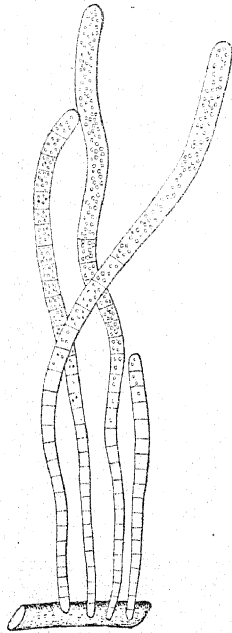


Fig. 7. *Beggiatoa alba*
(nach Zopf).

dem Waidhumus (was eine unbegreifliche Schnelligkeit in der chemischen Zersetzung des Humus wäre), sondern, wie bei den genannten Bakterien, auch durch die Assimilation der in der Luft enthaltenen Stoffe, namentlich des freien Stickstoffes bewerkstelligt wird. In dieser Beziehung angestellte Versuche könnten sehr interessant sein. Nach Frank assimiliert den freien Stickstoff z. B. auch die Gattung *Penicillium*.

Ein jeder Pilz stellt sich uns demnach (wenn wir von den einzelligen absehen) als ein einfacher, einfach gegliederter Faden dar. Es stehen also die Pilze auf der tiefsten Stufe der Pflanzenorganisation und sie können nur mit den einfach fädigen Algen verglichen werden. Die Pilze stellen uns folglich den einzigen Pflanzentypus vor, welcher sich in der phylogenetischen Entwicklung nicht um eine einzige Stufe emporgeschwungen hat. Auch von einer morphologischen Organisation der Pilze kann unmöglich gesprochen werden. Wenn wir sonach die phylogenetische Entwicklung der Pflanzenwelt überblicken, so können wir lediglich die Algen in Betracht ziehen, denn die Pilze bedeuten uns nur eine einzige und zwar die niedrige

ste, biologisch aus dem Algenstamme (in Folge des Parasitismus oder Saprophytismus) degenerierte Thallusform. Dies stimmt übrigens auch mit der theoretischen Voraussetzung überein, weil die Algen als selbständig assimilierende Organismen zuerst auf unserer Erde leben mussten und deshalb auch, infolge ihrer grösseren Lebensfähigkeit, eine mannigfaltigere Entwicklung durchzumachen vermochten.

Dass die Pilze ein degenerierter Zweig der niedrigsten Algenformen sind, wird durch die Gruppe der Schizomyceten bewiesen, in welcher die Gattungen *Cladothrix* und *Beggiatoa* deutlich in die mit Chlorophyll versehenen *Oscillarien* (Cyanophyceen) übergehen. Alle Hyphen der Pilze sind bloß eine Modifikation des Typus *Beggiatoa* (Fig. 7).

a) Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung der Thallophyten.

Wenn wir die verschiedenen Arten der Fortpflanzung und insbesondere die Arten der Kopulation bei der Thallophyten, Muscineen, Gefäßkryptogamen und Phanerogamen vergleichen, so finden wir, dass je höher wir gehen, die Kopulation sich auch desto mehr in einer einzigen Form stabilisiert, so das z. B. alle Muscineen und Gefäßkryptogamen eine einzige

Art von Kopulation haben. Das Gleiche, wenn wir von den Gymnospermen absehen, gilt von dem ganzen grossen Reiche der Phanerogamen.

Im Hinblick darauf finden wir bei den Thallophyten eine ganze Reihe der verschiedensten Arten geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, ja nicht selten erfolgt bei einer und derselben Gattung die Fortpflanzung auf zweier- bis dreierlei Art. Ja in derselben Familie oder Familienabteilung können wir eine ganze Stufenleiter von Kopulationsarten unterscheiden. Hieraus erschen wir, dass in derselben Masse, in welchem sich die gesetzliche Gliederung des Pflanzenkörpers in bestimmte, bestimmten Funktionen dienende Organe festlegt, in derselben Masse auch der Kopulationsakt eine feste und einheitliche Gestalt annimmt. Bei den Thallophyten gibt es keine morphologische Einheit in der Gliederung der Organe ebensowenig wie in der Einteilung der Generationen; wir haben hier in jeder Gruppe die grösste Mannigfaltigkeit und die damit zusammenhängenden Fortpflanzungsarten.

Im Ganzen lassen sich in dieser Beziehung folgende drei Gesetze hervorheben:

1. Je höher eine Pflanze morphologisch organisirt ist oder je höher sie im System steht, desto stabilisirt und einheitlicher ist die Art und Weise der geschlechtlichen Kopulation.

2. Je vollkommener eine Pflanze im System ist, desto schärfer tritt der Unterschied zwischen den sich kopulirenden männlichen und weiblichen Zellen hervor.

3. Je vollkommener eine Pflanze im System ist, desto mehr tritt die Fortpflanzungsweise vermittle der ungeschlechtlichen Zellen in den Hintergrund.

Die *Thallophyten* zeigen allenthalben zweierlei Art von Fortpflanzung vermittle der Sporen, nämlich eine geschlechtliche und eine ungeschlechtliche. Die ungeschlechtliche besteht darin, dass die, auf welche Art immer aus der Mutterszelle des Thallus entwickelte Zelle direkt in einen neuen Thallus aufkeimen kann. Die Bildung und Gestalt dieser ungeschlechtlichen Sporen ist sehr verschiedenartig. Sie sind häufig mit Wimpern versehen, in welchem Falle sie sich sehr munter im Wasser bewegen (sie heissen dann Zoosporen oder Zoogonidien oder Schwärmsporen. Nach längerem Herumtummeln im Wasser setzen sie sich fest, verlieren die Wimpern und Keimen zu einem neuen Thallus auf. Wenn sie unbeweglich sind, heissen sie allgemein Gonidien.

Die Bewegung der Zoogonidien erinnert vollkommen an die Bewegung der Tiere und namentlich unter den niedrigeren Animalien treffen wir häufig ähnliche Formen. Es hat den Anschein, dass die ersten, niedrigst organisirten Algen im Allgemeinen entweder eine beständige oder eine zeitweise andauernde Bewegung freier Zellen als Individuen aufweisen. In der Familie der *Volvocineen* und *Diatomaceen* ist die Bewegung das ganze Leben über anhaltend. In der Algen-Familie der *Chlorophyceen* zeigt sie sich wenigstens in den Zoogonidien oder geschlechtlichen Zellen. Bei den Bakte-

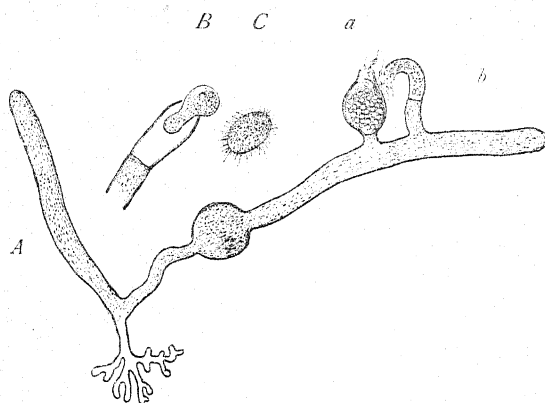


Fig. 8. *Vaucheria sessilis*. A) Ganze siphonische Pflanze, a) Oogonium im Befruchtungsstadium, b) Antheridium. B) Die Zoospore (Schwärmospore) verlässt das Zoosporangium. C) Bewegliche Zoospore. (Nach Sachs.)

bewegliche Zellen auf. Dort, wo bereits eine vollkommene geschlechtliche Kopulation entwickelt ist, hält sich die Bewegung in der Regel blos in dem männlichen Geschlecht (d. h. in den kleineren Zellen). Dies gilt allgemein von allen Archegoniaten, ja es kommt auch noch bei den Gymnospermen vor. Das Reich der Phanerogamen schliesslich entbehrt der Bewegung in beiden Geschlechtern. Im ganzen können wir also sagen, dass die Bewegung der Kopulationszellen ein Merkmal der Kryptogamen ist.

Behufs Erläuterung des Begriffs der Zoogonidien oder Zoosporen führen wir blos 5 Beispiele an:

Bei der Gattung *Vaucheria* (Fig. 8) teilt sich am Ende des siphonischen Fadens durch Querwand eine Zelle ab. In dieser zieht sich der plasmatische Inhalt zusammen, gleichzeitig resorbiert sich am Ende die alte Zellenmembran und durch die so entstandene Öffnung läuft eine grosse, auf der ganzen Oberfläche bewimperte und munter bewegliche Zoospore heraus, welche sich schliesslich festsetzt und in eine neue Pflanze aufkeimt. Diese Zoosporen gehören zu den grössten, die wir kennen und wurden schon von Unger beobachtet.

Die Gattung *Oedogonium* (Fig. 9) bildet gegliederte Fäden. In irgend einer Zelle zieht

rien ist dieselbe allgemein verbreitet und bei den verwandten Blaualgen (Cyanophyceen) tritt sie abermals hervor, wo sie sich in dem Rupfen ganzer Fäden äussert (*Oscillaria*). Die Pilze mit gegliederten Fäden (*Mycomyceten*) haben überhaupt die beweglichen Zellen verloren, denn weder ihre ungeschlechtlichen noch ihre geschlechtlichen Sporen zeigen eine Bewegung. Dagegen weisen die Oomyceten (*Chytridiaceen*, *Saprolegniaceen*, *Peronosporaceen*) noch häufig

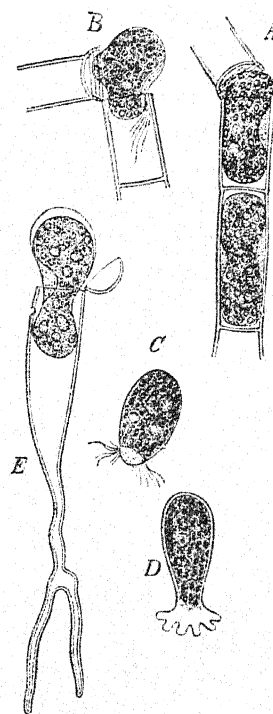


Fig. 9. *Oedogonium*, Entwicklungsgang der Schwärmosporen (Zoosporen), nach Pringsheim.

sich der Inhalt zusammen und nachdem sich der Faden ringrissig gebrochen hat, tritt aus demselben eine grüne, birnförmige, an dem verengerten Ende blasse und dort mit einem Kranze von Wimpern versehene Zelle hervor. Dieselbe bewegt sich regsam im Wasser. Endlich setzt sie sich mit dem verengerten Ende fest und keimt zu einem neuen Faden auf.

Die Gattung *Ulothrix* (Fig. 10) bildet ebenfalls dunkelgrüne, kurz gegliederte Fäden. In den Zellen zieht sich der Inhalt zusammen (manchmal teilt er sich auch noch früher) und durch die resorbierte Öffnung kommen 1—2 kugelige Zoosporen heraus, welche mit 4 langen Cilien versehen sind. Eine jede von ihnen hat einen roten Pigmentfleck.

Die Gattung *Cladophora* bildet verzweigte und gegliederte grüne Fäden, in deren Zellen sich eine grosse Anzahl kleiner, grüner mit 2—4 Cilien versehener Zellchen befinden, welche schliesslich herausströmen, einige Zeit schwärmen und direkt zu neuen Pflanzen aufkeimen.

Ein auf den Kartoffeln parasitisch vorkommender Pilz *Phytophthora infestans* (Fig. 11) kommt aus den Spaltöffnungen des Blattes wie ein verzweigtes Bäumchen hervor. Auf den Zweigen desselben schnüren sich die Gonidien ab, welche jedoch nicht gleich keimen, sondern vorerst im Inneren 10 Zellen mit 2 Cilien bilden, welche wie die Zoogonidien herausströmen schwärmen und zuletzt keimen.

Die unbeweglichen Gonidien sind namentlich bei den Pilzen verbreitet. Sie bilden sich entweder durch Abschnürung oder durch Zerfallen der gegliederten Fäden in einzelne Zellchen. Sie können auch durch freie Bildung im Inneren der Mutterzelle sich bilden, obzwar dies seltener geschieht, z. B. bei der Gattung *Mucor* (Fig. 12). In der ganzen Abteilung der Rotalgen (Florideen) kommen ausschliesslich unbewegliche Sporen vor, welche häufig vierfach bei einander in besonderen Sporenbehältern sitzen (Tetrasporen).

Die Flechten haben eigentümliche Art der ungeschlechtlichen Vermehrung, welche zwar ausgiebig zur Propagation der Arten beiträgt und demnach den Gonidien der übrigen Pilze entspricht, aber morphologisch

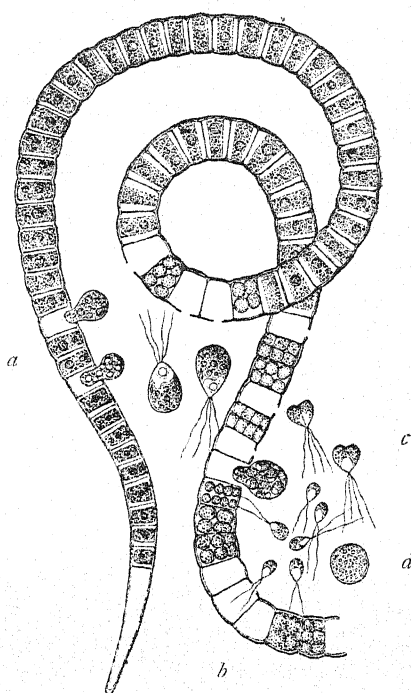


Fig. 10. *Ulothrix zonata*. a) Stück eines Fadens mit auschlüpfenden Makrozoosporen, b) Makrozoosporen, c, d) Mikrozoosporen, zwei Mikrozoosporen in Kopulation, dauernde Zygospore. (Nach Dodel-Luerssen.)

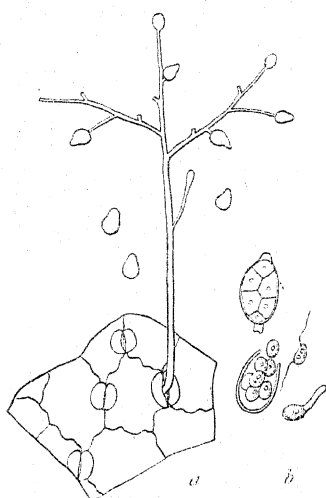


Fig. 11. *Phytophthora infestans*, a) aus der Spaltöffnung des Kartoffelblattes tritt ein gonidientragender Zweig heraus, b) der Inhalt der Gonidie teilt sich, die Schwärmsporen verlassen die Gonidie, keimende Schwärmspore. (Original.)

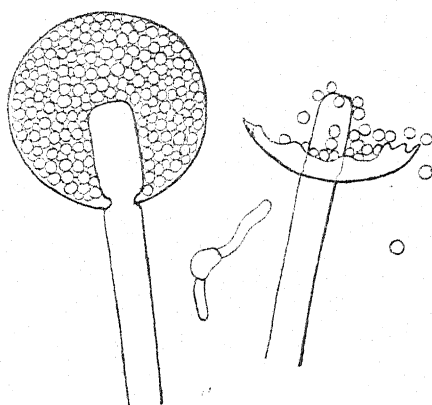


Fig. 12. *Mucor Mucedo*, ein aufrechter Mycelfaden entwickelt am Ende einen Sporenbehälter, in welchem sich eine Menge Gonidien bildet; a) keimende Gonidie.

eine andere Bedeutung besitzt. Es sind dies nämlich aus dem Flechtenthallus abgesonderte, ringsum von Pilzhypen umwobene Algenzellenchen*) (Soredien). Wir haben hier also Thalluskörperchen vor uns, welche makroskopisch sich auf dem Thallus als Staub darstellen. Durch diese Thalluskörperchen vermehrt sich eine grosse Anzahl von Flechten sehr ausgiebig in Ersatz dafür, dass die durch Kopulation aus den Schläuchen an den Apothecien entstandene Sporen bei manchen Flechten sehr selten vorkommen (*Cladonia rangiferina*, Rindenflechten etc.). Diese Vermehrungsweise ist auch vorteilhafter als die Vermehrung durch geschlechtliche Sporen, weil in den Soredien nicht nur der Keimling des Pilzes, sondern auch jener der symbiotischen Alge enthalten ist, während aus der geschlechtlichen Spore blos der Pilz hervorkommt, welcher sich die zugehörige Alge erst suchen muss.

Zu den ungeschlechtlichen Gonidien rechnen die Autoren auch allgemein die Sporen, welche durch Abschnürung an den sogenannten Basidien bei den Basidiomyceten entstehen. Die Basidiosporen mit den Basidien bilden häufig besondere Schichten auf der Oberfläche oder im Inneren der Kämmerchen auf besonders entwickelten Fruchtkörpern. Diese Fruchtkörper (*Boletus*, *Agaricus*, *Lycoperdon*) erreichen oft grosse Dimensionen und wachsen aus einem eigenen, vegetativen, fädigen Pilz auf, welcher in dem Substrate wuchert (sogen. Mycelium). Unserer Meinung nach, ist es

*) Hier unrichtig und unlogisch auch »Gonidien« genannt.

notwendig die Basidiosporen morphologisch von den ungeschlechtlichen Gonidien zu unterscheiden, welch' Letztere, anderen Pilzen analog, auch bei den Basidiomyceten vorkommen, indem sie sich durch Abschnürung an den Hyphen in Gestalt sogenannter Oidien oder Chlamydosporen an verschiedenen Stellen des Pilzes bilden.

Diese sind wahre Gonidien im Sinne der übrigen Pilze. Der Basidien-Fruchtkörper entsteht nach den an den Gattungen *Agaricus* und *Coprinus* angestellten Beobachtungen an den Myceliumhyphen aus besonderen Knäuelchen, welche sich an den Öhrchen durch Verflechtung der Hyphen bilden. In den Öhrchen selbst, ebenso wie in der Verflechtung der Fäden in einen Knäuel haben wir eine Art der Fädenkopulation vor uns, wie dieselbe häufig bei den *Ascomyceten* vorkommt. Infolge dessen wäre also der Ursprung des Fruchtkörpers der Basidiomyceten ein geschlechtlicher und hätten demnach auch die Basidiosporen eine ganz andere Bedeutung als vegetative Gonidien. Ich kann es auch nicht als richtig ansehen, wenn die *Ustilagineen* und *Uredineen* mit den eigentlichen *Basidiomyceten* in eine Gruppe gestellt werden, denn die Entwicklung der Sporen in den erstgenannten zwei Familien ist eine ganz andere als bei den Basidiomyceten. Dass die Gattung *Hirneola* Basidien hat, welche den, aus den Teleutosporen der Uredineen emporwachsenden Keimen ähnlich sind, hat keine Bedeutung, denn die Basidien der *Hirneola* entstehen auf andere Weise und an einer anderen Stelle als die Teleutosporenkeime.

In der geschlechtlichen Kopulation, deren Produkt dann die geschlechtlichen Sporen sind, unterscheiden wir bei den Kryptogamen überhaupt einige Stufen:

1. Die Bildung von Auxosporen bei den Diatomaceen. Der Inhalt der Zelle beginnt sich zu vergrössern, bis er die alten Kieselschalen abwirft und sich abrundet, worauf nach einiger Zeit die so verstärkte und verjüngte Zelle sich neue Kieselschale bildet. In einer anderen Weise erfolgt dies so, dass 2 Zellen (Individuen) sich nähern und aus den auseinandergetretenen Kieselschalen der Inhalt austritt, welcher den Inhalt der zweiten Zelle berührt, ohne jedoch mit demselben zusammenzufliessen; dann ziehen sich beide Zellen zurück, werfen die alten Schalen ab, runden und vergrössern sich und bilden neue Schalen. Auch bei der einzelligen Alge *Schizochlamys gelatinosa* beobachtete A. Braun, dass die Zelle nach Abwerfung der äusseren Zellhaut stärker wird, sich verjüngt und mit einer neuen Zellhaut umgibt. Dieser Process ist zwar keine geschlechtliche Kopulation, aber hat wie diese Verjüngung und Erstarkung zur Folge.

2. Zwei in jeder Beziehung gleiche Zellen verbinden sich mit einander. Das Erzeugnis dieser Kopulation ist die sogenannte Zygosporie. Die sich kopulirenden Zellen sind entweder unbeweglich (Aplanogameten) oder beweglich und immer frei (Zoogameten oder Planogameten).

An Beispielen für beide Modifikationen fehlt es weder bei den Algen noch bei den Pilzen. Zwei Zellen (Individua) der Familie der *Desmidiaceen*

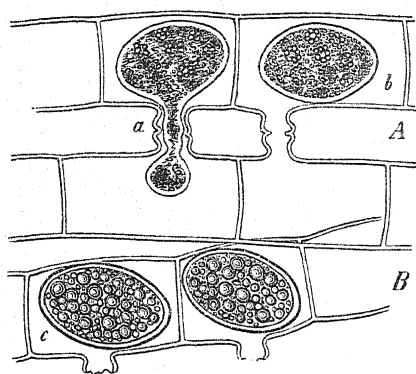


Fig. 13. *Spirogyra longata*. Kopulation zweier Fäden, c) Zygosporen. (Nach Sachs.)

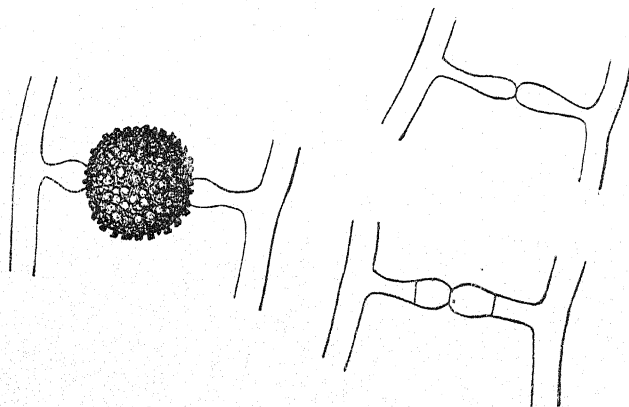


Fig. 13. *Mucor Mucedo*. Kopulation zweier Fäden, links Zygospore.

(*Closterium*, *Cosmarium*) lassen aus ihren Zellwänden den Inhalt heraustreten, welcher zusammenfließt. Das Zusammengefloßene umgibt sich mit einer festen, dauerhaften Membran und ruht in diesem Zustande als Zygospore längere Zeit hindurch im Wasser. Dieselbe springt dann auf, ihr Inhalt dringt heraus, umgibt sich mit einer neuen Membran und zertheilt sich in 2 Individuen, welche sodann herausschlüpfen.

Die Fäden der Familie der *Zygnemaceen* (*Zygnema*, *Spirogyra* Fig. 13) kopuliren sich in der Weise, dass sie sich nähern und die gegenüber liegenden Zellen höckerförmig anschwellen. Diese Höcker berühren sich und durch Resorption am Ende derselben entsteht eine Öffnung, durch welche der Inhalt der einen Zelle in jenen der anderen

übergeht; dieser Inhalt vermischt sich und bildet so die ausruhende, starkwandige Zygospore. Dieselbe springt einfach auf und keimt dann zu einem neuen Faden.

Unter den Pilzen bilden sich ähnliche Zygosporen bei der Gattung *Mucor* (Fig. 13). Die Enden zweier Fäden nähern sich und schnüren durch eine Scheidewand je eine Endzelle ab. Diese Zellen verwachsen und verschmelzen in eine einzige dauernde, von einer festen Membran umgebene Zygospore. Diese springt auf und keimt zu einem neuen vegetativen, dem Mutterorgane ähnlichen Faden empor.

Für die Kopulation zweier gleicher beweglicher Gameten können uns als Beispiel die Gattungen *Pandorina* (Fig. 14) oder *Ulothrix* (Fig. 10) dienen. Bei der letzteren Gattung teilen sich an demselben Faden, an welchem sich die grossen Zoosporen bilden, einige Zellen in eine größere Anzahl freier kleinen Zellchen, welche herauskommen. Freigeworden, bewegen

sie sich munter mit Hilfe von zwei Cilien, dann verschmelzen sich je zwei in eine Zygospore, welche von einer festen Membran umgeben ist. In dieser teilt sich schliesslich nach einer Zeit der Inhalt in einige neue Zoosporen, welche herausströmen, sich festsetzen und zu einem neuen Faden aufkeimen. Bei der Gattung *Pandorina* kommt aus der Zygospore eine einzige, grosse Zoospore zum Vorschein, welche sich schliesslich festsetzt und deren Inhalt sich in 16 gewimperte Zellen (eine normale Kolonie) zerteilt.

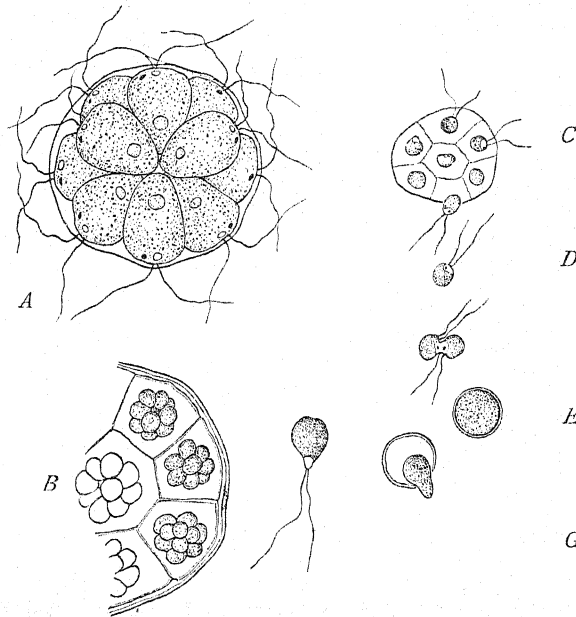


Fig. 14. *Pandorina Morum*. A) Bewegliche 16zellige Kolonie, B) Bildung neuer Tochterkolonien, C) aus einer Kolonie treten einzelne Gameten heraus, D) die Gameten kopulieren sich, E) Zygospore, dieselbe bildet eine Schwärmspore (G). (Nach Pringsheim.)

3. Zwei, sonst ihrer Beschaffenheit nach sich vollkommen gleiche, aber ungleich grosse Gametzellen kopulieren sich mit einander und bilden eine Spore (Zygospore). Diese Stufe der Kopulation macht einen Übergang zur vollkommen geschlechtlichen Kopulation vermittle der Spermatozoiden. Als Beispiel führen wir die Art *Chlamydomonas pulvisculus* (Fig. 15) aus der Familie der *Volvocineen* an. Es ist dies nur einzellige, durch ihre Cilien immerfort bewegliche Alge. Sie vermehrt sich in der Regel derart, dass sich ihr Inhalt in zwei, der Mutterzelle ähnliche Zellen zerteilt. Ausserdem entwickelt sie aber auch noch innerlich 8, ungleich grosse Zellen (Gameten). Diese strömen heraus, bewegen sich und die kleinsten suchen die grössten auf, um sich mit ihnen zu kopulieren.

Die Gattung *Cutleria* (*Melanophyceen*) bildet neben den Zoosporen in besonderen Organen (Gametangien) einmal grosse, ein andermal kleine Gameten (weibliche und männliche). Die kleinen, männlichen Gameten kopulieren sich mit den grossen weiblichen zu einer Zygospore, welche ausruht und dann zu einer neuen Alge aufkeimt. Hier haben wir eine noch grössere Annäherung an die vollkommene geschlechtliche Kopulation, weil beide Gameten in Hinsicht an ihre Grösse sehr verschieden sind und bei den männlichen sich die Cilien an beiden Polen, bei den weiblichen blos in der Nähe des einen Poles befinden. Hierauf setzt sich die weibliche Gamete vor der Kopulation zur Ruhe und verliert die Cilien.

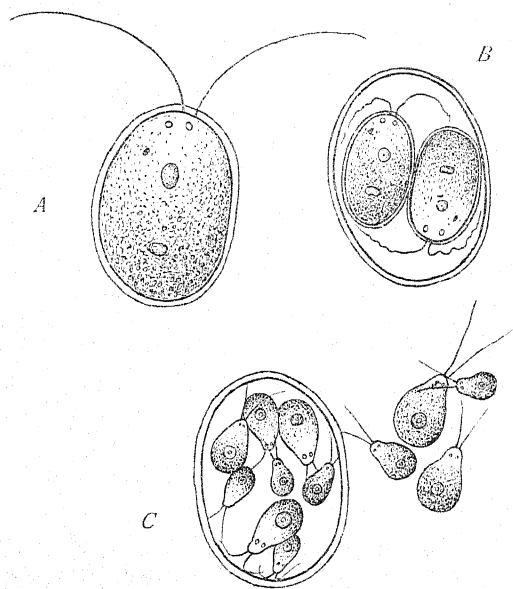


Fig. 15. *Chlamydomonas pulvisculus*. A) Vegetative, bewegliche Zelle (Individuum), innen Pyrenoid, roter Punkt, Zellkern, Vacuolen. B) Die Zelle bildet zwei Tochterzellen. C) Eine Zelle bildet 8 ungleich grosse Gameten, welche sich kopulieren.

4. Die vollkommene geschlechtliche Kopulation zwischen 2 Zellen, welche darin besteht, dass die männlichen und weiblichen Zellen in Grösse und Gestalt völlig verschieden sind. Die weibliche (Oosphäre) ist in der Regel gross und im Inneren der Mutterzelle (Oogonium) unbeweglich eingeschlossen; die männliche ist kleinwinzig, entweder durch Cilien beweglich (Spermatozoid) oder unbeweglich (Spermatie). Die Spermatozoiden bilden sich im Inneren der Mutterzellen, meistens in grosser Anzahl (Antheridien).

Die Entwicklung dieser Art der Kopulation ist je nach der Verschiedenheit

der Thallophytenformen ebenfalls verschieden und weil aus derselben die stabilisierte Kopulation der Muscineen und Gefässkryptogamen und aus dieser dann wiederum die Kopulation der Phanerogamen sich entwickelt hat, müssen wir uns etwas detaillierter mit den einzelnen Fällen befassen.

Eigentümlich ist es, dass schon in der Familie der *Volvocineen*, welcher die niedersten Algen angehören, eine vollkommene geschlechtliche Kopulation vorkommt. In der Kolonie der Gattung *Volvox* (Fig. 16.) sind nämlich grosse rötliche Zellen (bei *V. globator* etwa 40) eingebettet, welche uns die Oogonien vorstellen. In anderen Zellen (Antheridien) befinden sich in grosser Anzahl winzige Spermatozoiden von rotgelber Färbung, welche wie Zündhölzchen aneinander gereiht sind. Diese treten heraus, schwärmen um die weibliche Zelle herum, bis irgend ein Spermatozoid in die weibliche Zelle eindringt und die Befruchtung bewirkt. Nach der Befruchtung umgibt sich die Oospore mit einer festen schorfigen Membran. Die Spermatozoiden haben einen roten Punkt und sind sehr klein.

Dieser Art der Kopulation ähnelt die Kopulation bei den höchst organisierten Algen, den Tangen, so namentlich bei der Gattung *Fucus*. Auf besonderen, verdickten Thalluszweigen befinden sich kleine Punkte. Es sind dies die Öffnungen in die kugeligen Höhlungen (Conceptacula), worin sich eine Menge von Fädchen (Paraphysen) befinden, zwischen

welchen die gestielten grossen Oogonien und die verzweigten Spermogonien eingelagert sind. Im Inneren der Oogonien bilden sich 8 weibliche Zellen (Oosphaeren), welche zuletzt herausdringen und frei im Wasser schwimmen. Die Spermatozoiden bilden sich in grosser Menge in den an den Zweigen der Spermogonien sitzenden Antheridien. Die Spermatozoiden schwärmen um die Oosphaeren herum, indem sie dieselben umdrehen, bis sie endlich in's Innere eindringen und die Befruchtung bewerkstelligen. Die Oospore keimt dann nach einiger Zeit direkt zu einer neuen Pflanze auf. Hier ist also die Eigentümlichkeit, dass

sich die weibliche Zelle ausserhalb des Pflanzenkörpers befruchtet; übrigens ist der Kopulationsakt mit dem Vorerwähnten im Wesentlichen gleichartig.

Die Gattung *Vaucheria* (Fig. 8), welche siphonische Fäden besitzt, gliedert an dem Faden eine grosse kugelige Zelle (ein Oogonium) ab und in der Nähe eine hornartige andere Zelle (das Antheridium), in welcher sich eine Menge von Spermatozoiden entwickelt. Das Oogonium drückt durch Resorption der äusseren Zellmembran an einer Stelle die zarte Wand der Oosphaere höckerförmig heraus, woselbst dann die Spermatozoiden eindringen und die Befruchtung bewirken. Nach derselben umgibt sich die Oospore mit einer festen Membran, ruht aus und keimt sodann zu einer neuen Pflanze auf. Im Wesentlichen ist also diese Kopulation abermals mit den vorher geschilderten übereinstimmend, es ist bloss eine einigermassen andere Modification.

Interessant ist die Kopulation der Gattung *Oedogonium* (Fig. 17). In den Fäden bemerken wir grosse grüne Zellen. Es sind die Oogonien. In anderen kleinen Zellen bilden sich winzige (2—4) gelbliche (den Zoosporen ähnliche aber kleinere) Zellchen, welche entweder direkt in das Oogonium eindringen, oder sich in dessen Nähe festsitzen, zu ganz

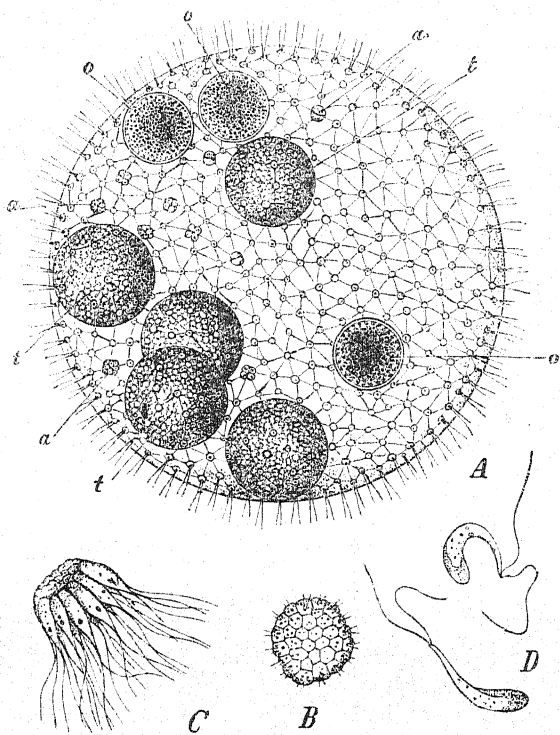


Fig. 16. *Volvox aureus*. A) Alte Kolonie, mit Tochterkolonien (t), Oogonien (o) und Antheridien (a); B) junge Kolonie, C) Spermatozoidenkolonie, D) einzelne Spermatozoiden. (Nach Klein.)

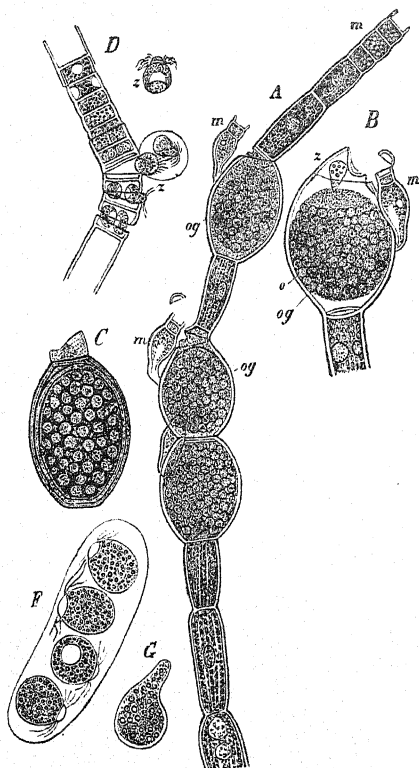


Fig. 17. *Oedogonium ciliatum*. A) Ein Faden mit Oogonien (og) und Androsporen (m). B) Oogonium im Augenblick der Befruchtung, o) Eizelle, z) Spermatozoid. C) Reife Oospore. D) Männlicher Faden mit Spermatozoiden von *Oe. Landsboroughi*. F) Oospore teilt sich in 4 Zoosporen. G) Keimende Zoospore. (Nach Pringsheim.)

kleinen, bloß einige Zellen enthaltenden Fädchen (der sogenannten Androsporen) aufkeimen. Erst aus den Zellchen dieser Fädchen kommen die einzelnen Spermatozoiden heraus, welche die Befruchtung zuwege bringen. Nach der Befruchtung umgibt sich die rote Oospore mit einer festen Membran. Beim Keimen teilt sich der Inhalt zuerst in 4 Zoosporen, welche sodann zu einer neuen Pflanze aufwachsen. Hier hätten wir also wesentlich dasselbe, wie in den vorerwähnten Fällen; es ist bloß die Eigentümlichkeit vorhanden, dass aus dem Spermatozoid sich noch der Androsporofaden bildet. Diesem Umstand wollten Einige (Pringsheim, Čelakovský) eine eigene generative Bedeutung beilegen, aber in der Wirklichkeit ist hier nichts phylogenetisch Bedeutsames vorhanden, denn wir sehen, dass die Androsporen bloß bei einigen Arten der Gattung *Oedogonium* vorkommen und dass bei anderen die Spermatozoiden das Oogonium direct befruchten.

Es liegt hier eine gewisse nochmalige Teilung vor, ehe die Zelle ihren Zweck erreicht. So keimt auch hier die Oospore nicht sofort zu einem Faden auf, sondern es tritt vorher eine Teilung in 4 Zoosporen ein, aus welchen dann erst der Faden aufkeimt.

Wichtig für die Vergleichung der Kopulationsformen ist die Gattung *Coleochaete* (aus der Verwandtschaft der Oedogoniaceen, Fig. 18). An den Zweigen des buschförmig verzweigten Thallus entstehen grössere Oogonien, welche sich in einen dünnen langen Hals verlängern, der manchmal auch ein haarförmiges Ende hat (die sogenannte Trichogyne). Diese Trichogyne fällt schliesslich ab, so dass durch die resorbierte Öffnung die Spermatozoiden in das Oogonium eindringen können, welche sich einzeln in den Antheridienzellen am Ende anderer Zweige bilden. Nach der Befruchtung beginnen unter der Oospore aus der Zelle, auf welcher dieselbe sitzt, Zweige herauszuwachsen, welche die Oospore umhüllen und so eine runde, rote Frucht bilden, die eine äussere, mehrzellige Wand und innerlich

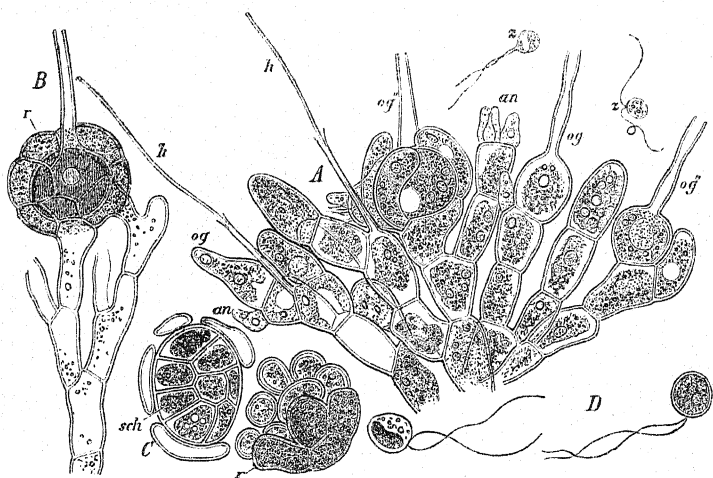


Fig. 18. *Coleochaete pulvinata*. A) Teil einer geschlechtlichen Pflanze, h) Trichogyne, og) Oogonien, og') ältere Oogonien, an) Antheridien, z) Spermatozoiden; B) reifes, berindetes Oogonium (Oospore), r) die Hüllzellen; C) keimende Oospore, welche sich in mehrere Zellen sch) teilt, aus welchen eine Schwärmospore D) heraustritt. (Nach Pringsheim.)

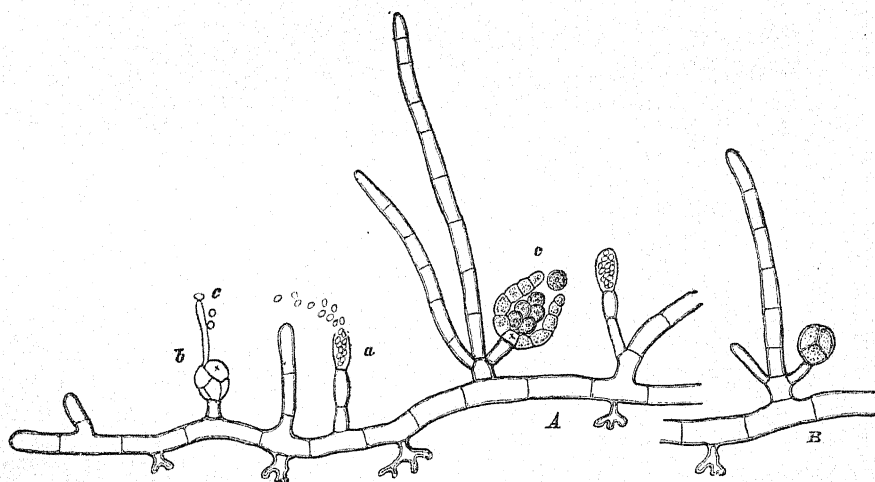


Fig. 19. *Lejolisia mediterranea*. A) Ganze Pflanze mit Antheridien (a) und weiblichem Apparate (b), c) Cystokarp mit Sporen. B) Ein Thallusstück mit einer Tetraspore. (Nach Bornet.)

eine Spore enthält. Beim Keimen zerfällt die äussere Wand, die Spore teilt sich in mehrere Zellen, aus welchen die Zoosporen einzelnweise herauslaufen, die dann erst zu einer neuen Pflanze aufkeimen.

Hier haben wir also zum erstenmale eine nach der Kopulation entstandene zusammengesetzte Frucht.

In der Abteilung der *Rotalgen* (Rhodophyceen, Fig. 19) kommen mannigfaltige Kopulationsformen vor. Alle jedoch kennzeichnen sich durch

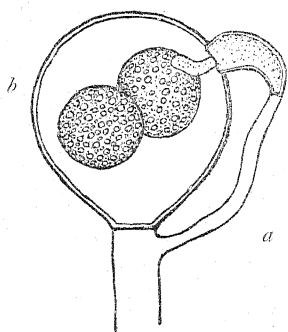


Fig. 20. *Achlya racemosa*. Ende eines Fruchtzweiges, a) männlicher Zweig, b) Oogonium mit zwei Oosphären. (Nach De Bary.)

folgende gemeinschaftliche Punkte: Die Eizelle verlängert sich in eine fadenförmige Trichogyne, die männlichen Zellchen sind hier unbeweglich, unbewimpert und heißen Spermarien. Nachdem sie durch Wasserströmung zu der Trichogyne gelangt sind, vereinigen sie sich mit derselben, wodurch die Befruchtung erfolgt. Nach der Befruchtung dieser Zelle überträgt sich jedoch die Wirkung der Befruchtung

auf die unter dem Oogonium befindliche Zelle, welche gewöhnlich zu mehreren Zweigen aufzuwachsen pflegt, die dann am Ende erst die Sporen entwickeln. Die Übertragung der Befruchtung geht bei der Gattung *Dudresnaya* so weit, dass aus der befruchteten Zelle unter dem Oogonium lange fadenförmige Gebilde (Ooblastenfäden) herauswachsen, welche, wo immer sie die Zellen an anderen Zweigen berühren, in denselben sofort auch die Befruchtung bewerkstelligen! Unter der befruchteten Zelle wachsen gewöhnlich nach der Befruchtung mehrere sterile Zweige auf, welche wie bei der *Coleochaete* eine vielzellige Fruchthülle bilden, die im Inneren schliesslich einen Sporenknäuel (das Cystokarp) enthält. Bemerkenswert ist, dass bei einigen Gattungen die Fruchthülle sich schon vor der Befruchtung bildet, was deutlich auf ähnliche Verhältnisse bei den Charophyten und bei den Archegonien überhaupt hinweist.

Die merkwürdigste Erscheinung bei den Rhodophyten ist entschieden die Übertragung der Befruchtung auf andere Zellen. Übrigens wiederholt sich diese Erscheinung bei den Ascomyceten und bei den Muscineen

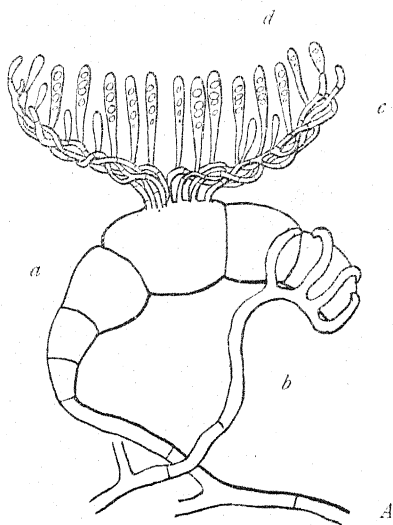


Fig. 21. A. Die Kopulation *Ascobolus* nach Janczewski. a) Weibliche Hyphe (Ascogon), b) männliche Hyphe, c) Fruchthülle, d) Asci.

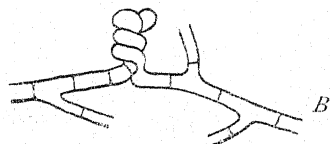


Fig. 21. B. *Gymnoascus Reesii*. Die Kopulation geschieht durch das Verflechten zwei gleicher Hyphen. (Nach Baranekki.)

geben sich ebenfalls die Kanal- und Bauchzellen eigentlich zu Vermittlungsdiensten als Trichogyne her. Erst die unter der letzteren befindliche Zelle fungiert als weibliche Zelle. Die Kopulation des Trichogynfadens bei den Flechten (nach Stahl) mit unbeweglichen Spermarien, dann die Entstehung des Fruchtkörpers (Apotheciums) und in demselben der Asci ist wesentlich ein identischer Vorgang, wie bei den Rhodophyten. Die Bildung zusammengesetzter Früchte weist deutlich schon auf die Muscineen, insbesondere die Ricciaceen hin. Aus diesem Umstande, sowie aus der morphologischen und anatomischen Vollkommenheit der Rotalgen ersehen wir, dass dieser, gewissermassen den Tangen parallele Zweig auf der höchsten Stufe der Thallophyten steht.

5. Die Kopulation der Thallusfäden. Diese Art der Kopulation kommt lediglich bei den Pilzen vor.

Den Übergangstypus von dem früher erwähnten zu diesem Typus stellen uns die Gattungen: *Saprolegnia*, *Achlya*, *Peronospora* und *Cystopus* dar (Fig. 20). Hier nähern sich zwei verschiedene Fäden desselben Thallus, der eine ist stets schwächer, der andere stärker (ein weiblicher und ein männlicher). Beide gliedern die Endzelle ab, aus der weiblichen bildet sich dann das grosse, kugelige Oogonium, aus der männlichen das keulenförmige Antheridium.*) Dieses legt sich an das Oogonium an und treibt einen Ausläufer durch die Wand des Oogoniums, welcher bis zu der, frei im flüssigen Inhalte schwimmenden einzigen Oosphäre (oder mehreren, wie bei der Gattung *Saprolegnia*) dringt, in welche so der Inhalt des Antheridiums übergeht. Durch diese Kopulation entsteht die Oospore, welche von einer harten Membran umgeben ist und in dem Überreste des Plasmas (Periplasma) im Oogonium liegt.

Hier haben wir also zwar eine wirklich geschlechtliche Kopulation wie bei der vierten Stufe, aber das weibliche Organ entwickelt da keine Spermatozoiden. Eine gewissermassen vollkommene und der vierten Kopulationsstufe ganz gleichstehende Kopulationsart hat die, den *Saprolegnien* nahe verwandte Familie der *Monoblepharidaceen*, wo alles in gleicher Weise wiederkehrt, nur in dem Antheridium bilden sich freie einwimperige Spermatozoiden.

Bei einer bedeutender Anzahl von Ascomyceten kommt eine Kopulation der Fäden in der Weise vor, dass eine enge Annäherung zweier Fäden erfolgt, welche sich gewöhnlich schraubenförmig umeinander winden. Aus diesem Gebilde erwachsen dann Sporenschläuche (Asci). Deshalb wird auch das genannte Basalorgan Ascogon genannt.

Bei der Gattung *Gymnoascus* (Fig. 21) winden sich zwei vollkommen gleiche Fäden zusammen. Bei der Gattung *Ascobolus* (Fig. 21) und dem *Eurotium Aspergillus glaucus* (Fig. 22) wickeln sich zwei ungleiche Fäden

*) Für dieses männliche Organ wird — unlogischerweise — ebenfalls die Bezeichnung »Antheridien« angewendet, obzwar es im Inneren keine Spermatozoiden ausbildet. Es sollte demnach hier eine andere Benennung eingeführt werden.

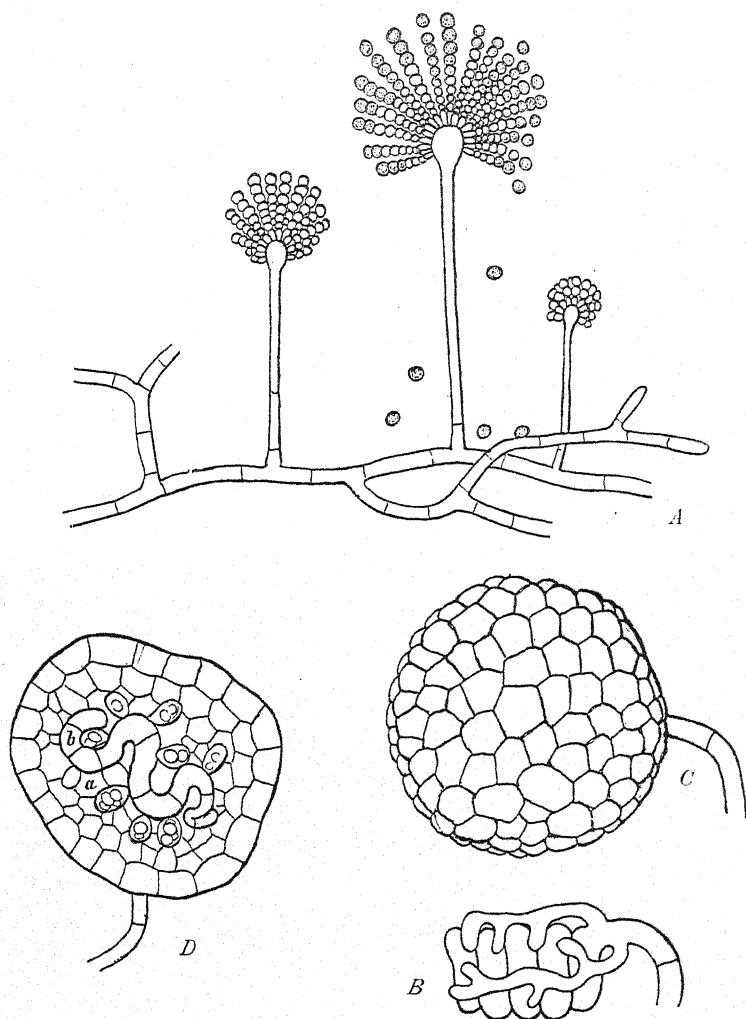


Fig. 22. *Eurotium Aspergillus glaucus*. A) Gonidien-Pflanze; B) Kopulation zweier Hyphenäste; C) reife Frucht (Perithecium), D) dieselbe im Durchschnitt, a) Asci, b) Ascogon. (Nach De Bary.)

umeinander, offenbar ein weiblicher und ein männlicher. Nach der Kopulation der Fäden pflegt sich aus den emporwachsenden Hyphen rings um das Ascogon ein ganzer Knäuel zu bilden, welcher dann gewissermassen eine kugelige oder schüsselförmige, zuletzt offene Frucht darstellt. Der Boden der Schüssel bildet eine hymeniale Schicht, welche aus Asci und Paraphysen (sterilen, auslegenden Fäden) zusammengesetzt ist.

Die Kopulation ganzer Fäden ist bei diesem Typus etwas Besonderes, aber das Ergebnis der Kopulation ist eigentlich vollkommen dasselbe, wie bei den Rhodophyceen. Auch hier entsteht nach der Kopulation eine zu-

sammengesetzte Frucht, auch hier überträgt sich das Resultat der Kopulation auf andere Zellen und werden keine Sporen in den kopulierten Zellen gebildet.

Wenn sich 2 Fäden der Ascomyceten zusammenflechten, so wurde freilich noch nicht direkt beobachtet (was auch gewiss sehr schwierig wäre), ob der Zellinhalt an den Berührungspunkten aus einer Zelle in die andere übergeht. Dieser Umstand und noch andere dazu gaben Brefeld (und nach ihm Luerssen) Anlass daran zu zweifeln, ob die Verflechtung dieser Fäden ein wirklicher Kopulationsakt sei. Abgesehen davon, dass die Beobachtungen De Barys in dieser Beziehung so überzeugend sind, bemerken wir dazu, dass die in Abrede gestellte Verflechtung der Hyphen bei den Ascomyceten doch ein sehr auffälliger Akt ist, so dass wir ihn als zufällig oder bedeutungslos nicht ansehen können. Es kann ferner mit Recht darauf hingewiesen werden, dass die Kopulation der Saprolegniaceen (also eine unlängbare Kopulation) einen offenbaren Übergang zu der Fädenkopulation bildet. Diese Ansicht bestätigt auch die Beobachtung Eidams (1883), demzufolge bei *Eremascus albus* zweifellos zwei spiralig verflochtene (gleiche) Fäden an ihren Enden faktisch mit ihrem Inhalte zusammenfließen und so einen einzigen, nackten Ascus mit 8 Sporen bilden, welcher auf dem spiralig verflochtenen Stiele sitzt. Diese allerprimitivste Art der Fädenkopulation bei den Pilzen widerspricht entschieden den Auseinandersetzungen Brefelds.

Ferner wird durch die Verschmelzung des weiblichen Ascogons mit dem männlichen Fadenende bei der Art *Pyronema omphalodes* (Pezizeen) nach Kühlmann dann durch die unbestreitbare geschlechtliche Kopulation bei der Art *Sphaerotheca Castagnei* nach Harper jene Ansicht über allen Zweifel bestätigt.

Brefeld und Andere weisen mit Recht darauf hin, dass die Mehrzahl der Pilze aus der Abteilung der Basidiomyceten und Ascomyceten ihre Fruchtkörper infolge des Zeugungsverlustes (Apogamie) ungeschlechtlich bilden. Manche Arten beider dieser Pilzabteilungen wachsen aus den sogenannten Sklerotien hervor, d. h. perennirenden Gebilden verschiedener Form (Strickchen, Knöllchen, Rinden etc.), die durch Verflechtung der Hyphen aus dem Mycelium entstanden sind. Diese Sklerotien können ohne Unterbrechung das ganze Jahr und mehrere Jahre über ohne Kopulation neue Fruchtkörper gebären. Dieser Umstand ist allerdings rätselhaft, aber unserer Meinung nach ungelöst, denn es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die Sklerotien selbst durch geschlechtliche Kopulation aus dem Mycelium entstanden sind.

Damit will nicht gesagt sein, dass bei den Pilzen die ungeschlechtliche Entstehung von — den durch Kopulation erzeugten Sporen ähnlichen — Sporen unmöglich sei. Interessant ist es im Gegenteil, dass nicht allein bei den Pilzen, sondern auch bei den Algen solche Sporen infolge des Zeugungsverlustes (Apogamie) entstehen. Schon bei den Saprolegnien

wurde es beobachtet, dass sich in den Oogonien manchmal Oosporen ohne vorangehende Befruchtung durch das Antheridium bilden. In der Familie der *Mucorinaceen* gliedert die Gattung *Sporodinia* zwar am Fadenende eine gleichsam zur Kopulation bestimmte Zelle ab, aber diese Zelle kopuliert sich mit einer ähnlichen an einem anderen Faden nicht, sondern bildet direkt eine Spore (Azygospore).

Auch bei der Gattung *Oedogonium* wurde die Beobachtung gemacht, dass die nicht befruchtete Oosphaere im Oogonium zu einer neuen Pflanze aufkeimen kann. Bei der Gattung *Cladophora* erfolgt die Vermehrung durch Zoosporen. Nur bei der Art *C. sericea* kopulieren sich gleiche Gameten in eine Zygospore. Diese unterscheiden sich eigentlich durch gar nichts von den Zoosporen anderer Arten dieser Gattung. Es entsteht also der Gedanke, dass die ungeschlechtlichen Zoosporen eigentlich apogamisch keimende Gameten sind. Dies würde auch der an den Gameten der Gattung *Cutleria* beobachtete Fall bestätigen, wo die anders ausgebildete weibliche Gamete sich mit der männlichen nicht einmal kopulieren muss, sondern direkt zu einer neuen Pflanze aufkeimen kann. Die Verfolgung ähnlicher Beispiele bei anderen Algen wäre sehr wünschenswert und interessant, denn es hat den Anschein, dass zwischen Gameten und Zoosporen ein enger phylogenetischer Zusammenhang besteht. Die ungeschlechtlichen Zoosporen sind wahrscheinlich die ursprüngliche Form der Kopulationszellen oder Gameten. Wenn dann die Gameten die Kopulationsfähigkeit verlieren, so kehren sie zu der atavistischen Form der ungeschlechtlichen Zoosporen zurück.

Wir haben früher gesagt, dass im Pflanzenreiche sich überall das Bestreben nach vollkommener geschlechtlicher Kopulation äussert, so dass die Kopulation zweier gleicher Zellen der ursprüngliche und die Kopulation des Oogoniums mit dem Spermatozoid der Schlusstypus wäre. Wir können aber aus dem Umstande, dass die höheren Kryptogamen eine vollkommene geschlechtliche Kopulation haben, nicht den Schluss ziehen, dass auch die Thallophyten mit vollkommener geschlechtlicher Kopulation höher stehen als die Kryptogamen mit Gameten oder sonstiger unvollkommener Kopulation. Alle Formen der Kopulation kommen bei den Thallophyten sprungweise, ohne alles System vor. So haben wir bei der Gattung *Pandorina* die Gametenkopulation und bei der nahe verwandten Gattung *Volvox* die vollkommen geschlechtliche; bei der Gattung *Cutleria* die Gameten, und bei der verwandten Gattung *Fucus* die vollkommene Geschlechtskopulation. Auch die Pilze, deren Organisation auf gleich niederer Stufe steht, weisen alle Formen vollkommener und unvollkommener Kopulation auf. In gleicher Weise bestätigen palaeontologische Funde, dass die ersten Algen, welche im ältesten Silur und Devon gefunden wurden, bereits *Fucaceen* und *Rhodophyceen* mit vollkommener Geschlechtskopulation sind.

Wir können bloß den Schluss ziehen, dass die Kopulation im Allgemeinen und die geschlechtliche insbesondere sich bei der phylogenetischen

Entwicklung der Charophyten und Muscineen viel besser bewährt hat, als die ungeschlechtliche Vermehrung, und deshalb hat sich bei ihnen die vollkommenste Geschlechtskopulation stabilisiert.

Ausser der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung vermittelt der Zoosporen und Gonidien kommt bei den Thallophyten auch eine ausgiebige vegetative Vermehrung mit Hilfe abgebrochener und zerfallener Teile des Thallus vor. Dies ist z. B. die Regel bei den Tangen und Rhodophyceen, bei denen häufig jedes abgebrochene Stückchen zu einer neuen, grossen Pflanze aufzuwachsen vermag. Auch bei den kleinen fadenförmigen Süsswasseralgen wurden ähnliche Erscheinungen beobachtet. Die Gattung *Cladophora* z. B. häuft im Herbst in einzelnen Zellen eine Menge Reservestoffe auf, so dass dieselben stark anwachsen und sodann zu Boden fallen, wo sie über den Winter ausruhen. Im Frühjahr beginnen sie von Neuem zu keimen und schwimmende Fäden zu bilden. Bemerkenswert ist die Vermehrung der Gattung *Caulerpa*, welche mit ihren zahlreichen Arten überhaupt keine Sporen erzeugt und sich blos vegetativ dadurch fortpflanzt, dass jedes abgerissene Stückchen dieser Alge zu einer neuen Pflanze aufwachsen kann.

b) Die Generationsstadien der Thallophyten.

Aus den Sporen der Kryptogamen entspriest und wächst nicht immer eine, derjenigen, auf welcher sich die Spore gebildet hat, in jeder Beziehung gleiche Pflanze auf, sondern es geschieht häufig, dass aus der Spore eine der Mutterpflanze ganz und gar unähnliche Pflanze entsteht, welche öfters auch andere Sporen bildet oder andere Fortpflanzungsorgane entwickelt. Aus den Sporen dieser verschiedenen Pflanze oder aus deren Thallus wächst dann erst eine Pflanze heran, welche der Mutterpflanze ähnlich ist. Ja es können auch 2 Stadien verschiedenartig geformter Pflanzen entstehen, ehe aus ihnen eine dritte, der Mutterpflanze ähnliche Pflanze aufwächst. Diese Stadien oder Stufen der Entwicklung heissen Generationen.

Am schärfsten sind die Generationsstadien bei den Farnen gesondert, wo der Spore ein den Lebermoosen ähnlicher Vorkeim (Prothallium) entspriest, welcher die Archegonien und Antheridien trägt, durch deren Kopulation der sporentragende Blattfarn entsteht. Bei den Muscineen keimt aus der Spore ein den fadenförmigen Algen ähnliches Protonema; an diesen wächst das beblätterte Stämmchen mit den Geschlechtsorganen auf und durch die Kopulation der Letzteren entsteht ein eigentümlicher, Sporogon genannter Körper, welcher die Sporen trägt. In der Abteilung der Gefässkryptogamen und Muscineen sind die einzelnen Generationsstadien stets scharf gesondert und eben dadurch sind die Gruppen dieser Kryptogamen charakterisiert.

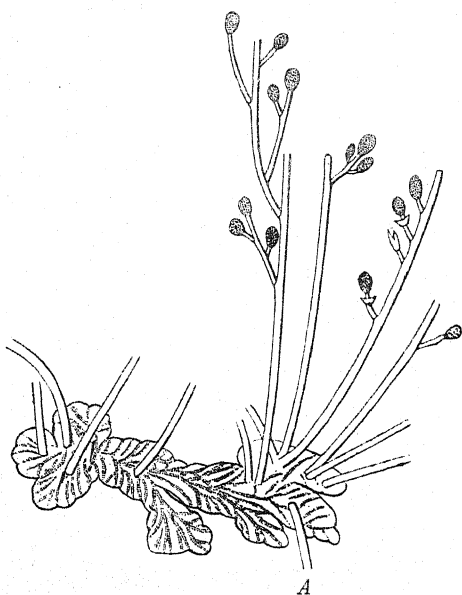


Fig. 23. A. *Battersia mirabilis*. Braunalge mit einer flachen Basalscheibe. (Nach Reinke.)

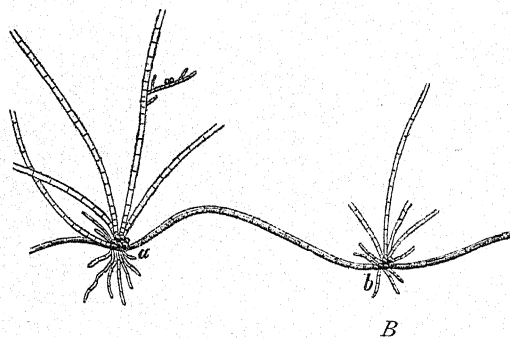


Fig. 23. B. *Symphoricoccus radians*. Braunalge einen rhizomartigen Faden treibend, aus welchem aufrechte, sporentragende Äste sprossen a, b). (Nach Reinke.)

Unter den Algen gibt es nicht viele Beispiele, wo sich verschiedene Generationen vorfinden, es wäre denn, dass bei den Rhodophyceen und Melanophyceen noch einige gefunden werden würden, was ziemlich wahrscheinlich ist. Kjelmann wenigstens (in Englers Familien, S. 176) bemerkt selbst, dass mehrere *Phaeosporeen* zuerst als dünne, kriechende, dem Protonema der Muscineen ähnlicher, einfach gegliederter Faden keimen, aus welchem dann aufrechte Pflänzchen als zweite und fruchtende Generation emporwachsen. So keimt insbesondere die Art *Scytosiphon pygmaeus* (nach Reinke) in Gestalt eines ähnlichen Fadens und *Symphoricoccus radians* Reinke bildet dauernd ganz dünne, kriechende, einfach gegliederte Fäden, auf welchen in Absätzen wurzelnde und fruchttragende Pflänzchen (auf die Art wie *Heleocharis palustris*) herauswachsen (Fig. 23).

Die Familie den *Sphacelariaceen* bildet vorerst immer eine laubartige, an das Substrat angedrückte Tafel, aus welcher aufrechte Fäden hervorstehen, welche dann fruktifizieren. Die laubartige Tafel ist das eigentliche vegetative Stadium der Alge als erste Generation; die aufrechten Fäden sind die zweite, die Fruktifikationsgeneration. Dies wurde namentlich bei den Gattungen *Battersia* und *Sphacelaria* (nach Reinke) beobachtet (Fig. 23).

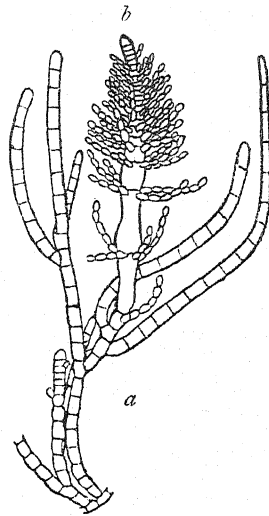
Ein bekanntes Beispiel bietet *Batrachospermum moniliforme* (Fig. 24), eine Rotalge unserer Süßwässer. Aus der Spore dieser Alge wächst zuerst eine Generation in Form eines vielfach gegliederten, verzweigten Fäden-

gebildes (das Chantransia-Stadium). Dieses Pflänzchen vegetiert selbständig und bildet auch ungeschlechtliche Sporen durch Abschnürung kleiner Zellen an den Zweigen. Erst später, gewöhnlich dort, wo sich die Zweige der ersten Generation teilen, entsteht eine Knospe, aus welcher eine grosse, vollkommen zusammengesetzte, die Kopulationsorgane tragende Pflanze hervorst. Diese geschlechtliche Generation ist von der ersten, ungeschlechtlichen in morphologischer Beziehung durchaus verschieden.

Auch die Süsswasser-Rotalge *Lemanea* wächst nicht unmittelbar aus der Spore auf, sondern aus haarförmigen Fäden, welche einfach gegliedert sind und auf dem Substrat wie das Protonema der Muscineen (Thwaites, Wartmann) sich ausbreitet. Diese ersten Fäden keimen aus den Sporen als ungeschlechtliche Generation und können auch aus der Alge zweiter Generation (nämlich aus den oberflächlichen Zellen), also ganz ähnlich wie bei den Muscineen, herauswachsen.

In der Abteilung der Pilze begegnen wir Generationsstadien häufiger. Wir führen ein Beispiel an dem gemeinen Mutterkornpilz *Claviceps purpurea* (Fig. 25) an. Aus der, aus dem Schlauche herausgekommenen und auf die Roggenähre angeflogenen Spore wächst die erste Generation auf in Gestalt von Myceliumhyphen, welche blos das oberflächliche Gewebe des Fruchtknotens durchflechten und nur die ungeschlechtlichen Gonidien abschnüren. Diese Generation heisst *Sphacelia segetum*. Aus den ungeschlechtlichen Gonidien dieser Generation kann an anderen Ähren abermals dieselbe Generation aufwachsen, was sich mehrmals zu wiederholen vermag.

Wenn die Ähre zu reifen beginnt, dringt das Mycelium der ersten Generation tief in den Fruchtknoten ein, zersetzt sein Gewebe und wächst selbst an Stelle desselben als ein grosses, einem violetten Hörnchen ähnliches Gebilde (Sklerotium) auf, welches beim Volke unter dem Namen Mutterkorn bekannt ist. Dieses *Sklerotium* als zweite Generation ruht, nachdem es von der Ähre abgefallen ist, über den Winter aus. Im Frühjahr beginnt an demselben die dritte Generation in Gestalt gestielter, roter, kleiner Kolben aufzuwachsen, in welchen zahlreiche Perithezien und in diesen wieder sporentragende Schläuche eingebettet sind. Aus den Sporen dieser Schläuche entwickelt sich dann im Sommer an den Ähren wieder die erste Generation.



Figur 24. *Batrachospermum Crouanianum*. Aus dem Chantransia-Stadium a) sprosst die definitive Alge mit der Hauptachse und Seitenzweigen (Blättern) b). (Nach Sirodot.)

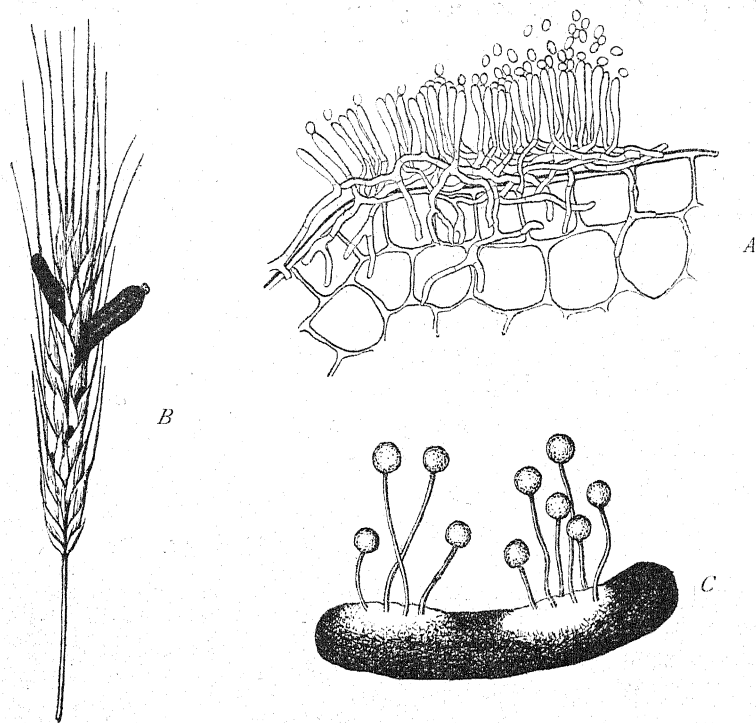


Fig. 25. *Claviceps purpurea*. A) Sphacelia-Stadium, in welchem zahlreiche Gonidien abgeschnürt werden, B) Roggenähre mit Sklerotien, C) auf einem Sklerotium entwickeln sich die Fruchträger mit Perithezien. (Original.)

Auch bei anderen Pyrenomyceten kommen Gonidiengenerationen und schlauchtragende Generationen vor. Bei manchen *Perisporiaceen* wechseln auch Gonidien- und schlauchtragende (geschlechtliche!) Generationen mit einander ab. So ist der gemeine Schimmelpilz *Aspergillus glaucus* (Fig. 22) dem fruchttragenden Stadium ganz unähnlich. Bei manchen Arten ist überhaupt nur das Gonidienstadium bekannt.

Bei allen *Hymenomyceten*, zu denen unsere grossen Pilze (*Boletus*, *Agaricus*, *Clavaria* u. a.) gehören, kann man ebenfalls 2 Generationen beobachten. Die erste wird von einem fädigen Mycelium, die zweite durch einen grossen oberirdischen, basidientragenden Pilz vorgestellt. Die erste Generation ist bloss vegetativ oder kann auch Chlamydosporen bilden. Bei der Art *Agaricus melleus* (Hallimasch) bildet das Mycelium ein eigenes Sklerotium (*Rhizomorpha*), welches selbständig jahrelang unter der Baumrinde vegetiert und sich wie ein selbständiger Pilz gerirt (weshalb es früher auch als eigene Gattung beschrieben worden ist). Dieses Sklerotium bringt den bekannten Hutpilz »Hallimasch« hervor. Hier ist also das Sklerotium kein Ruhezustand. Ähnliche Sklerotien bilden auch einige Arten der Gattung *Marasmius* und *Collybia*.

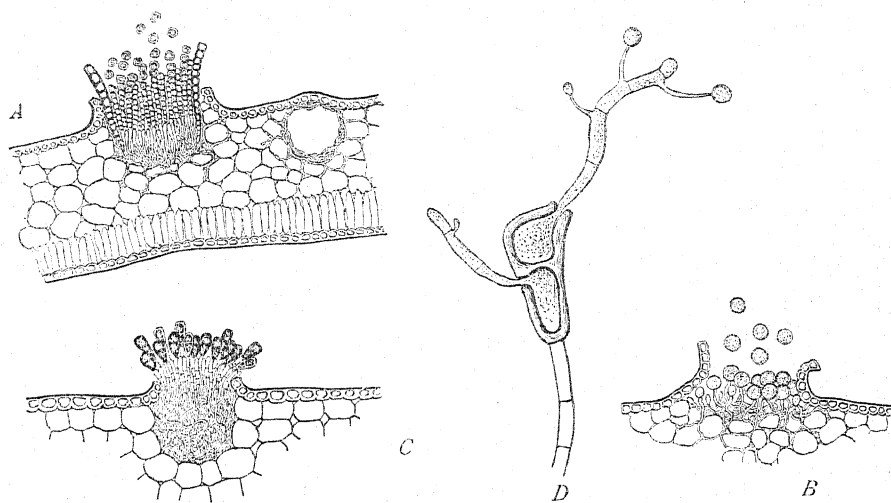


Fig. 26. *Puccinia graminis*. A) Accidium auf dem Blatte der Berberitze, B) Sommerstadium, welches die Uredosporen bildet, C) Winterstadium, welches die Teleutosporen bildet, D) Keimung der Teleutospore im Frühjahr, Promycelium, Sporidien. (Original.)

Allein den bemerkenswertesten Generationswechsel können wir an den Gattungen der *Uredineen* (Rostpilze) beobachten (Fig. 26). Sehen wir uns näher ein Beispiel an der Art *Puccinia graminis* an. Die erste Generation stellen uns hier die im Blattgewebe Sauerdorns (*Berberis vulgaris*) wuchernden Hyphen dar. Zur Zeit der Reife bilden diese Hyphen kleine, die Epidermis des Blattes an der Unterseite durchbrechende Becher. Auf dem Boden dieser Becher schnüren die Hyphen am Ende kleine Sporen ab. In diesem Zustande heissen sie *Aecidium*. Es scheint, dass diese Fruchtbeker durch Kopulation entstanden sind, so dass das Aecidiumstadium eine geschlechtliche Generation wäre. Die Aecidiumsporen müssen nun auf irgend ein Gras, z. B. den Weizen, wo sie in das Gewebe eindringen und im Laufe des Sommers auf den Hyphenstielchen Sporen unter dem Namen Uredosporen ausbilden. Diese zweite Uredosporengeneration kann sich über den Sommer mehrmals wiederholen. Erst im Herbste entstehen auf dem Weizen aus den Hyphen andere, zweizellige dickmembranige Sporen (Teleutosporen) als dritte Generation. Die Teleutosporen verharren über den Winter im Ruhezustande und keimen im Frühjahr als kurze Fädchen (Promycelium) auf, dessen Zellen kleine Sporen (Sporidien) ausbilden, also die vierte Generation. Die Sporidien müssen neuerdings auf die Blätter des Sauerdorns gelangen und dann wiederholt sich im nächsten Jahre der Generationscyklus abermals. Die Uredosporen-, Teleutosporen- und Sporidiengenerationen sind hier ungeschlechtlich. Alle Gattungen und Arten der Uredineen zeichnen sich durch mehrfache Generationen aus, welche auf verschiedenartigen Pflanzen oder auf derselben Pflanze durchgemacht werden.

Die Entstehung und Entwicklung der Generationen bei den genannten Pilzen wird durch biologische Einflüsse bewirkt. Bei dem vorerwähnten *Aspergillus glaucus* z. B. wurde beobachtet, dass das Kopulationsstadium sich nur dann bildet, wenn es dem Pilze an hinreichender Luft und an Licht gebricht. Ebenso bei anderen Pilzen wurde die Beobachtung gemacht, dass nur der Einfluss der Wärme, des Lichtes, des Sauerstoffs, der Luft und der Feuchtigkeit über die Form der Generation entscheidet, in welche sie sich ausbildet. Übrigens ist es auch Nichtbotanikern bekannt, dass die Stein- oder Herrenpilze im Walde nur unter besonders günstigen Verhältnissen wachsen, obgleich ihr Mycelium unter allen Umständen zur Sommerzeit im Waldhumus dauernd vegetirt.

Einen bemerkenswerten Generationswechsel weisen auch einige Flechten auf. Die Gattungen *Stereocaulon* und *Cladonia* bilden zuerst einen laubartigen, flachen, an das Substrat angedrückten Thallus. Einige Gattungen der Cladonien bilden in vielen Gegenden nur diese Thallusform, da sie nicht fruktifizieren und sich nur mittelst Soredien vermehren. Auf dem blattartigen Thallus wachsen erst die aufrechten Lechern, Trompeten, Geweihen, Sträuchern ähnlichen Podetien, auf welchen dann die Apothecien — also die zweite, geschlechtliche Generation — erscheinen.

Wenn wir alle die mannigfaltigen Generationsformen bei den Pilzen vergleichen, so sehen wir, dass sich im Ganzen zweierlei Generationsstadien unterscheiden lassen; ungeschlechtliche Myceliumstadien und geschlechtliche (im weitesten Sinne dieses Wortes). Zu den ersteren würden wir alle Gonidienstadien, zu den letzteren die mit geschlechtlich entstandenen Sporenfrüchten versehenen Stadien zählen.

Dieses Prinzip der Unterscheidung von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen wird ebenfalls streng bei den Muscineen und Gefässkryptogamen eingehalten. Ausserdem können wir auch die Erscheinung verfolgen, dass sich uns die erste Generation bei den höher organisierten Kryptogamen morphologisch niedriger organisirt darstellt, indem sie an die Formen der Kryptogamen der niedrigeren Klassen erinnert. Das Chantransia-Stadium an die Fadenalgen aus der Verwandtschaft der Conferen oder Cladophoren erinnert, beobachten können. Das Protonema der Muscineen gleicht ebenfalls den grünen Fadenalgen. Das Prothallium der Farne ähnelt in morphologischer, anatomischer und biologischer Beziehung auffällig den frondosen Lebermoosen.

Wir sehen also bei den niedrigeren Generationen der Kryptogamen einen gewissen Atavismus, welcher bei den höchstorganisierten Gefässkryptogamen langsam schwindet, wovon bei den Gymnospermen nur noch Spuren sich vorfinden und der bei den Angiospermen fast gänzlich verschwindet. Auch im Tierreiche erinnern die Embryonalstadien mehr oder weniger an die niederen Typen der Tiere.

c) Gestalt und Gliederung des Thallus bei den Kryptogamen.

Wir haben schon früher bemerkt, dass die Gestalt des Kryptogamenthallus sehr mannigfaltig sein kann. Bei einer grossen Anzahl von Arten in allen Familien können wir an dem Thallus keine besonderen Organe in der Form von Ästchen oder Seitengliedern überhaupt, denen eine besondere Funktion zugewiesen wäre, unterscheiden. Namentlich bei den Pilzen kann überhaupt nicht eine Spur irgend einer Thallusgliederung entdeckt werden, was übrigens auch daraus ersichtlich ist, dass die Pilze blos aus Hyphen zusammengesetzt sind und uns, wie schon bemerkt worden ist, den niedrigsten Typus der Kryptogamen überhaupt darstellen.

Es erübrigen sonach blos die Algen, welche eine phylogenetische Entwicklung aus niedrigeren in höher organisierte Formen zeigen.

Die Complicirtheit und Vollkommenheit der Algen zeigt sich in der Gliederung der Organe mit beschränktem und unbeschränktem Wachstum, dessen Resultat die Entstehung der Hauptachse und der Seitenorgane ist.

Wenn die Alge an einem festen Substrate befestigt ist, entsteht hiebei immer ein der Wurzel höherer Pflanzen ähnliches Organ. Infolge dessen kann man bei den vollkommensten Algen insgesamt drei, mehr oder weniger deutliche Kategorien von Organen beobachten: die Achse, das Blatt und die Wurzel. Im Wesentlichen haben wir hier dieselben Organe wie bei den Phanerogamen, wenngleich sie morphologisch nicht homolog sind. Ein wichtiges Merkmal der Vollkommenheit und Complicirtheit des Algenthallus ist auch die Position der Seitenorgane an denselben Stellen der Hauptachse in festbestimmter Regelmässigkeit.

Die Fäden der Gattungen *Spirogyra*, *Conferva*, *Ulothrix*, *Oedogonium* oder die Thalluse der Gattungen *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Chaetophora*, *Ulva*, *Enteromorpha*, *Lithothamnion*, *Lemanea*, *Corallina*, *Chondrus*, *Dictyota*, *Porphyra* u. a. stellen uns allerdings Thallustypen dar, an welchen wir keine Gliederung irgend welcher Organe vorfinden, obgleich auch die Gewebe schon genug differenziert sind.

Bereits unter den Grünalgen (Chlorophyceen) sahen wir die ersten Anfänge der Gliederung in die Achsen und Seitenzweige. Hievon haben wir schon oben bezüglich der Gattung *Cladophora* Erwähnung getan. Aber auch die im Seewasser lebenden *Valoniaceen* (*Valonia*, *Struvea*, *Siphonocladus*, *Anadyomene*) zeigen, wenn auch nur primitiv, deutliche Spuren der Gliederung in die Hauptachse und die Seitenorgane und insbesondere auch das Wurzelorgan.

In der Abteilung der Rotalgen (*Rhodophyceen*) und Braunalgen (*Melanophyceen*) aber stossen uns Typen auf, über deren Zusammensetzung wir aufmerksam nachdenken müssen und welche in der Tat auch schon verschiedenen botanischen Forschern Anlass zu wissenschaftlichen Discussionen gegeben haben.

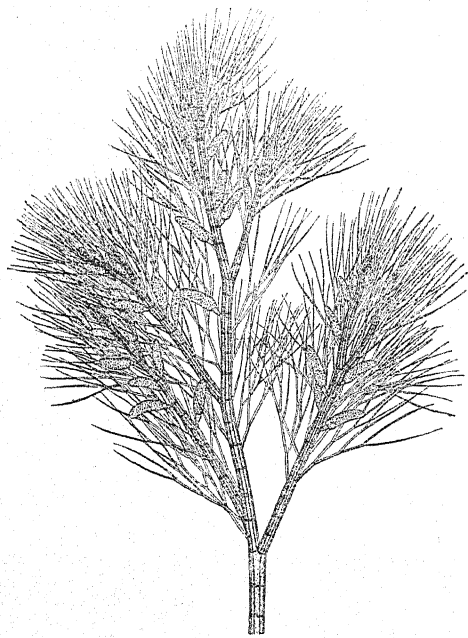


Fig. 27. *Polysiphonia rhunensis*. Thallusstück mit einer Hauptachse und dünnen Seitenzweigen, welche Blätter darstellen können. (Nach Thuret.)

Schon Nägeli hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei der Gattung *Polysiphonia* (Rhodophyceen) (Fig. 27) nach allen bei den Phanerogamen üblichen Auffassungen eine Achse und Blätter unterschieden werden können. Die Hauptachse ist hier mächtig, mit einem deutlich differenzierten mittleren und Rindengewebe, mit einer fortwährend arbeitenden Terminalzelle. Die Seitenzweige sind ganz dünn, einfach gegliedert, mit begrenztem Wachstum und kommen dieselben an bestimmten Stellen der Hauptachse in regelmässiger Ordnung heraus. In der Achsel oder seitwärts derselben, oder auch anstatt der Blätter selbst entspringen Seitenäste. Nach

Kny nehmen sie bei *Polys. elongata* die Stelle eines ganzen Blattes ein, bei *Chondriopsis tenuissima*, *Ch. coerulescens* und *Polys. fibrillosa* entspringen sie aus der Blattachsel in der Mediane, bei *Polys. sertularioides* und *P. byssoides* sind sie aus der Mediane seitlich verschoben.

Wir brauchen nicht bis zu den Rotalgen des Meeres zu greifen, schon unsere Süßwasseralge *Batrachospermum* (Fig. 24) zeigt uns sehr gut die Thallusgliederung, welche eine Hauptachse und Seitenzweige aufweist. Auf dieser Achse sitzen in regelmässigen Entfernungen seitliche, einfach gegliederte, kleine, schwache Zweige in dichten Quirlen. Diese besitzen ein begrenztes Wachstum, erreichen sonach nur eine gewisse Länge und nur auf derselben entstehen die Vermehrungsorgane. Wir haben also hier ohne Zweifel Analogieen der Hauptachse und Seitenblätter.

Unter den Rotalgen des Meeres gibt es aber in verschiedenen Familien eine ganze Menge von mannigfaltigen Formen, wo es eine Verzweigung wie bei der Gattung *Polysiphonia* gibt, bei welcher man mit Recht Hauptachsen und Seitenzweige unterscheiden kann. Wir verweisen in dieser Beziehung z. B. auf die ganze Familie der *Ceramiceen* oder die Gattungen *Chylocladia*, *Champia*, *Callithamnion* u. a.

Die Arten *Lomentaria ovalis* und *Chrysomenia uvaria* haben eine deutliche Mittelachse, auf welcher zahlreiche seitliche, keulen- oder kugel-

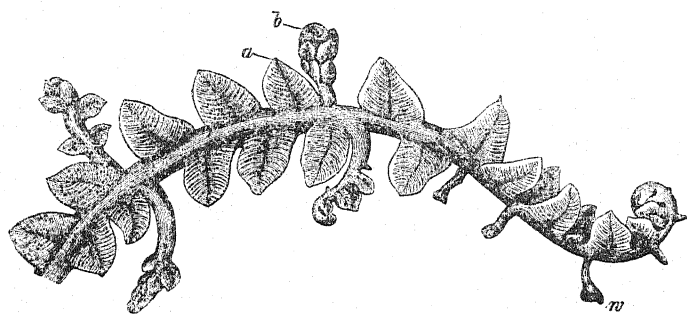


Fig. 28. *Leveillea jungermannioides*. Kriechende Alge mit Hauptachse, blattartigen Seitenlappen a) und fortwachsenden Seitenzweigen b), w) Haftorgane. (Nach Falkenberg.)

förmige Zweiglein wie Blätter sitzen. Die Rotalge *Leveillea jungermannioides* (Fig. 28) hat ganz genau die Gestalt eines beblätterten Lebermooses. Der Stengel oder die Achse ist niederliegend, unten mit den Wurzeln an das Substrat angeheftet, am Ende spiralig hinauf zusammengerollt, zweireihig mit dreieckigen, breiten Blättchen besetzt. Jedes Blättchen hat einen Mittelnerv und zahlreiche Seitennerven. Die

Seitenzweige entspringen zwischen den Blattreihen. *Polyzonia elegans* (Rhodophyc.) hat ebenfalls hohe, verzweigte Stengel, auf welchen regelmässige, seitliche, flache, gezähnte Blättchen sitzen.

Die sonderbarste Gestaltung unter allen Rhodophyceen weist aber die *Delesseria Hydrolapathum* (Fig. 29) auf, bei welcher Achse und Blätter so vollkommen differenziert sind und die Blätter jene der Phanerogamen so



Fig. 29. *Delesseria Hydrolapathum*. Rotalge mit einer Centralachse und Seitenblättern. (Original.)

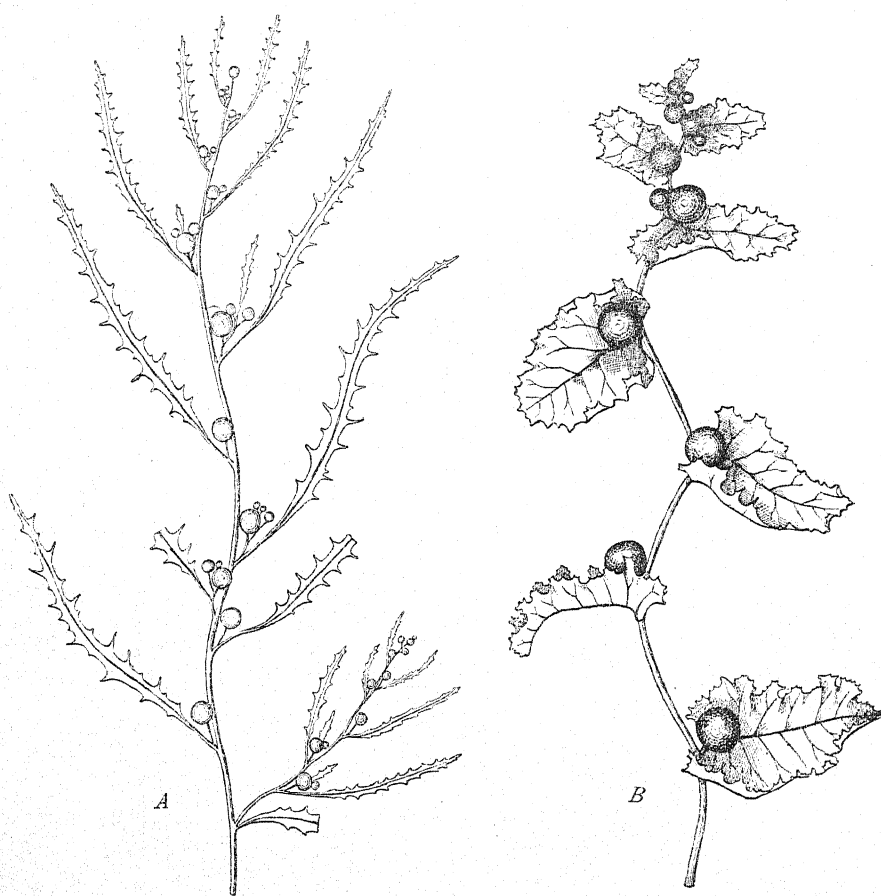


Fig. 30. A. *Sargassum bacciferum*. Thallusstück mit Blättern und Luftblasen. (Original.)
 B. *Sargassum crispum*. Thallusstück mit Blättern und grossen Luftblasen. (Original.)

getreu nachahmen, dass es den Anschein hat, als ob diese Pflanze gar nicht einmal den Algen zugehören würde. Die Blätter sind bei dieser Art länglich, mit einem Hauptnerv versehen, aus welchem zahlreiche, dicht gestellte Seitennerven auslaufen. Dennoch zeigt sich die kryptogamische Unregelmässigkeit darin, dass manchmal aus den Blättern der *Delesseria* andere kleinen Blätter herauswachsen und dass die grösseren Blätter an dem Stengel nicht selten in unregelmässigen Entfernungen mit kleineren Blättern abwechseln.

Auch die Tange zeigen manchmal deutlich differenzierte Achsen und Blätter. Wir brauchen blos die Gattung *Sargassum* (Fig. 30) zu erwähnen, welche eine feste Centralachse und membranartige, gezähnte, mit einem Mittel- und manchmal auch Nebennerven versehene Blätter besitzt. Runde Blasen sitzen regelmässig (!) in den Blattachselwinkeln oder sind an den Blattstielen angewachsen. Auch die Verzweigung erfolgt ge-

wöhnlich in den Blattachseln. Der Gattung *Sargassum* verwandter südafrikanischer Tang *Anthophycus longifolius* Kütz. (nach Oltmanns) zeigt noch vollkommener Lagergliederung. Die Seitenblätter sind hier ähnlich jenen von *Sargassum*, in den Achseln derselben entspringen aber regelmässige, verkürzte, die Konzeptakula tragende Zweige. An der Basis dieser Zweige sitzen 1—2 Blätter, von welchen das eine im Stiele eine Schwimmblase entwickelt. Wir haben da also 5 Kategorien durch Ort und Form streng differenzierter Organe. Diese Regelmässigkeit in der Disposition der eben erwähnten Organe ist geradezu überraschend. Abgesehen von den Blüten teilen, ist das *Sargassum* und der erwähnte *Anthophycus* vollkommener gegliedert als so manche *Podostemonacea*. Unregelmässigkeiten wie bei der vorher erwähnten *Delesseria* kommen hier schon nicht mehr vor.

Die *Turbinaria gracilis* aus der Verwandtschaft des *Sargassum* hat eine differenzierte Achse, auf welcher die seitenständigen, becherförmigen Blätter in regelmässigen Entfernungen sich befinden. Hier sitzen abermals an der Basis der Blätter die stets verzweigten Fruchtkörper. Dasselbe finden wir bei der Gattung *Landsburgia*. Die Fortpflanzungsorgane sind hier also an bestimmte Stellen gebunden. Das erinnert schon an die höheren Kryptogamen z. B. an die Charophyta oder Farne. Alle bereits erwähnten Beispiele sind die ersten Anfänge der gesetzmässigen Orientation der Organe untereinander.

Aus diesen Beispielen sehen wir deutlichst, dass der Thallus das Streben hat, sich in bestimmte und regelmässige Organe und zwar in dieselben, welche die Phanerogamen besitzen, zu gliedern. Wir werden später hören, dass der beblätterte Stengel der Phanerogamen eine andere Generation ist, als der beblätterte Thallus des *Sargassum*; es kann deshalb schon aus diesem Grunde allein von keiner Homologie dieser Pflanzen die Rede sein. Es sind dies blos wahre Analogieen im Reiche der Thallophyten, welche die Phanerogamen nachahmen. Wir werden später bei den Letzteren auch kennen lernen, dass der beblätterte Stengel eigentlich ein Complex ursprünglich selbständiger Glieder ist, wo sich eines aus dem anderen entwickelt. Dies ist weder beim *Sargassum* noch bei der *Delesseria* der Fall, denn hier bildet der Stengel mit den Blättern ein einheitliches Ganzes, dessen Teile sich nur durch die Form und das Gewebe gesondert haben.

Die Gliederung der Thallusteile bei den Tangen und Rotalgen hat den Zweck, die Funktionen in der Pflanze zu verteilen. Die Achse leistet der ganzen Pflanze Dienste als mechanische Stütze, erzeugt weitere Pflanzenteile mit Hilfe der Terminalzelle und führt in ihrem Gewebe Säfte in die Seitenorgane. Die Letzteren dienen teils als sporenbildende, teils als Assimilations- und Schwimmorgane. Ja, bei der Rotalge *Plocamium coccineum* haben sich die Spitzen der Seitenzweige in Haftscheiben umgeändert, vermittels welcher die Alge sich an Gegenständen, wie manche Rebe mit ihren Ranken an den Wänden anheftet.

Es ist interessant, dass je mehr der Thallus in zu verschiedenen Funktionen bestimmte Organe gesondert ist, desto mehr auch das Gewebe im Thallus gesondert erscheint, was übrigens leicht begreiflich ist, denn Eines hängt mit dem Anderen zusammen — ganz wie bei den Phanerogamen.

Bisher haben wir unsere Aufmerksamkeit den Lagern der am vollkommensten entwickelten Algen zugewendet. Wir müssen jedoch auch solche Formen beachten, welche weniger entwickelt sind und wo die Sonderung des Thallus in Achsen- und Blattanalogien nicht vorhanden ist. Solcher gibt es freilich viel mehr. Wir begegnen hier den sonderbarsten Formen, welche uns nicht einmal annähernd an einen beblätterten Stengel erinnern, wenngleich sie in die Abteilung der vollkommenen Braun- oder Rotalgen gehören. Beispielsweise führen wir hier an die Gattungen: *Padina*, *Neurocaulon*, *Constantinea*, *Rosa marina*, *Dumontia*, *Halodictyon*, *Hymenocladia*, *Hormosira*, *Splachnidium*, *Cutleria*, *Lessonia*, *Himanthalia*, *Sporochnus* u. a. m. Es sind dies häufig sehr bizarre Formen, manchmal auch mit regelmässiger Verzweigung und Gliederung der Seitenorgane, aber eine Analogie der beblätterten Stengel finden wir bei denselben nicht.

Auch das ist beachtenswert, dass manchmal die ganze Alge ein einziges, flaches Blatt nachahmt, ohne dass eine Achse angedeutet wäre. Wir nennen hier z. B. die Gattungen *Laminaria*, *Osmundaria*, *Nereocystis*, *Macrocystis*, *Costaria*, *Cymathere* u. a. m. Ein solches Blatt hat seinen Stiel, welcher jedoch wurzelförmig im Substrat befestigt ist. Dass dieses Blatt mit dem Blatte der Phanerogamen nicht verglichen werden kann, ist offenbar, aber diese Erscheinung bestätigt uns zugleich, dass die Blattgebilde des Sargassum und anderer dieselbe Bedeutung haben, wie hier. Dies Alles bestätigt unsere weiter unten zum Ausdruck gebrachte Ansicht über die latenten Befähigungen des Pflanzenplasmas im Pflanzenreiche überhaupt. Das in den Geweben verkörperte Plasma kann, in welcher Verwandtschaft immer, ähnliche, wenn auch morphologisch nicht homologe Organe hervorbringen.

Sowohl in der Abteilung der Rotalgen als auch in jener der Tange, welche so vollkommen morphologisch gegliederte Formen enthalten, kommen im Gegensatze hiezu zugleich niedrigst organisierte Formen vor, so dass sich dieselben von den niedrigsten Formen der Chlorophyceen fast gar nicht unterscheiden. Wir erinnern in dieser Beziehung blos beispielsweise an die Gattungen *Bangia*, *Porphyra*, *Lemanea*, dann an die Familien der *Ectocarpeen*, *Choristocarpeen* u. a. m. Diese Erscheinung entspricht dem bereits erwähnten Vorkommen vollkommener und unvollkommener Kopulationstypen in derselben Familie. Also auch die morphologische Gliederung des Thallus ist in jedweder Verwandtschaft der Thallophten unstabilisiert. Hieraus erschen wir am besten, wie ungleichmässig sich die verschiedenen Algenformen in den geologischen Zeiten

entwickelt haben und wie vielen Zweigen der höher organisirten Pflanzen allenfalls nur eine einzige Familie Ursprung gegeben haben mag. Während einige Gattungen einer Familie einen hohen Entwicklungsgrad erreichten, verharrten andere auf der niedersten Stufe bis in die neueste Zeit.

Die morphologische Mannigfaltigkeit der rezenten Algen bietet uns ein treues Bild davon, wie reich und voll Abwechslung wohl in der silurischen und vorsilurischen Periode die Art und Weise gewesen sein mag, in welcher sich aus den Wassertypen der Algen langsam auf dem aus den Gewässern emportauchender Festland terrestre Pflanzen gebildet haben.

Auch die Verzweigung des Algenthallus ist nicht einem einzigen Typus unterworfen, sondern sie ist mannigfaltigen Charakters. Wir werden in den späteren Kapiteln kennenlernen, dass die Verzweigungsreihe bei den Phanerogamen, Gefässkryptogamen und Muscineen durch feste Gesetze bestimmt ist. Die Gefässkryptogamen verzweigen sich dichotomisch, die Phanerogamen monopodial mit bestimmter Blatt- und Achsen-orientation, die Laubmoose verzweigen sich monopodial, die Lebermoose dichotomisch und monopodial. Die Algen schliesslich verzweigen sich auf alle möglichen Weisen, was abermals der bereits hervorgehobenen morphologischen Unbeständigkeit dieses niedrigsten Pflanzentypus entspricht.

Die Mehrzahl der Algen hat eine monopodiale Verzweigung, wenn von einer Regelmässigkeit der Letzteren bei den Algen überhaupt die Rede sein kann. Ein solches Beispiel haben wir bei der Gattung *Sphacelaria* (siehe unten), wo regelmässig die Terminalzelle und deren Segmente arbeiten. Eine merkwürdige Alge mit vollkommener Verzweigungsart ist der Tang *Spermatocnusus paradoxus*. Aus einer scheibenförmigen Basis kommen lange, baumartig verzweigte Thalluse heraus, welche mit der Terminalzelle wachsen. Die dicken und einfach gegliederten Seitenzweige bilden in regelmässigen Abständen Quirln und aus den herablaufenden Basen der Letzteren wird dann auf der Hauptachse die Aussenrinde gebildet. Aus den Winkeln dieser kleinen Zweige wachsen regelmässig lange Haare und hier entstehen dann auch die Vermehrungsorgane. Wir haben also bei dieser Alge: ein vollkommenes Wachstum vermittelt der Terminalzelle, eine vollkommene quirlige monopodiale Verzweigung, eine differenzierte Hauptachse und Seitenzweige, eine Berindung der Hauptachse, eine praecise Orientation der Haare und Vermehrungsorgane — im Wesentlichen also Alles, wie bei den Charophyten. Wenn wir von der geschlechtlichen Vermehrung der Letztgenannten absehen, so könnten wir in der erwähnten Alge beiläufig die Form sehen, in welcher sich ehemals die Eltern der Gattung *Chara* befunden haben mögen.

Dasselbe gilt von der Gattung *Batrachospermum*, wo gleichfalls die Terminalzelle regelmässig arbeitet und wo die monopodial entstehenden Seitenzweige in regelmässige Quirln gestellt sind.

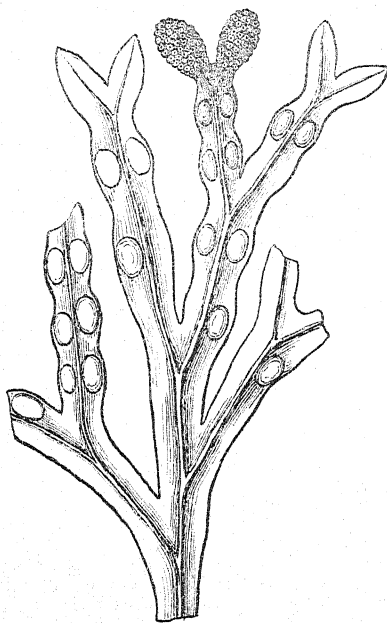


Fig. 31. *Fucus vesiculosus*. Thallusstück in nat. Gr., innen Luftblasen, oben Fructificationsorgane. (Nach Luerksen.)

Die Gattungen *Plumaria*, *Euptilota*, *Polysiphonia*, *Chylocladia* und viele Andere zeigen insgesamt eine monopodiale Verzweigung und regelmässig arbeitende Terminalzellen.

Aber auch eine regelmässige Dichotomie können wir bei den Rotalgen und Tangen verfolgen. Wenn wir z. B. die Gattungen *Myriodesma*, *Fucus* (Fig. 31), *Liagora*, *Furcellaria*, *Corallina*, *Mastophora* und den *Trematocarpus dichotomus* vergleichen, so lässt sich nicht bestreiten, dass hier eine wahre Dichotomie durchgeführt ist.

Aber sonderbar ist es, dass in einer und derselben Familie gleich neben dichotomisch geteilten Gattungen solche mit unregelmässiger oder monopodaler Verzweigung sich finden (siehe z. B. die Familie der Fucaceen); ja es kommen auch Gattungen vor, wo alle Arten der Verzweigung durch-

geführt sind. Dies Alles bestätigt wiederum unsere schon früher hervor gehobene Beobachtung, dass die Algen uns in jeder Beziehung eine morphologische und phylogenetische Unbeständigkeit zeigen.

Die grosse Mehrheit der Algen verzweigt sich ganz unregelmässig in der Weise, dass auf dem Thallus weder betreffs der Grösse noch auch hinsichtlich der Locirung irgend eine Gesetzmässigkeit verfolgt werden kann. Der Thallus kann wo und wie immer in Seitengebilde von verschiedener Grösse aufwachsen. Allerdings ist in dieser Verzweigung immer ein gewisser Charakter ausgeprägt.

Die Trichomgebilde in Gestalt von aus der äusseren Zellschicht herausgewachsenen Haaren oder Höckerchen kommen zwar hie und da spärlich bei den Rot- und Braunalgen vor, aber immer nur an beschränkten Stellen. Es ist bekannt, dass bei den Wasserpflanzen das Haarkleid, welches nur bei den in der Luft lebenden Pflanzen eine Funktion hat, nicht vorkommt. Darum haben die erwähnten Trichome bei den Algen eher die Bedeutung eines Schutzes oder der Unterstützung des Schwimmens (Sporochneaceen).

Die Grösse und Dimensionen der Algen sind ebenfalls sehr verschieden. Die Süsswasser- besonders die Grünalgen sind entweder mikroskopisch klein oder haben makroskopisch nur das Ansehen winziger Kügelchen (*Botrydium*, *Chaetophora*), kleiner Büschelchen (*Chroolepus*), grüner

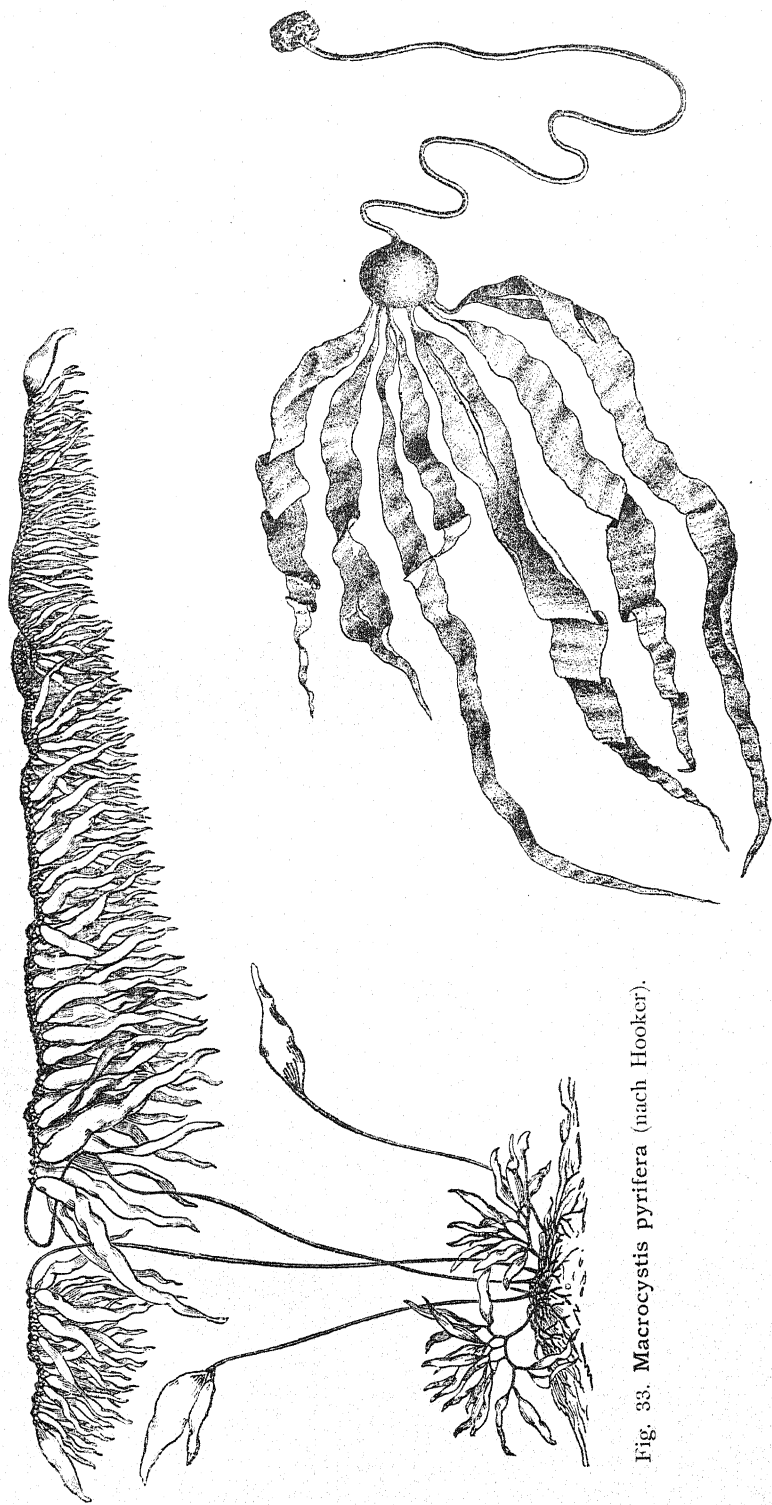


Fig. 33. *Macrocystis pyrifera* (nach Hooker).

Fig. 32. *Nereocystis lütkeana* (nach Ruprecht).

Überzüge (*Chroococcus*) oder eines Netzes (*Hydrodictyon*) oder von im Wasser schwimmender Fädchen (*Conserva*, *Cladophora*, *Oedogonium*). Im Meere dagegen erreichen die Algen grössere, ja manchmal riesige Dimensionen. Auf dem Boden des Meeres bilden die Algen zuweilen ausgedehnte Vegetationsformationen, wie es auf dem Festlande die Landpflanzen tun.

Keineswegs unter den Phanerogamen, sondern unter den Algen sind die grössten Pflanzen der Welt zu finden. Die *Nereocystis Lütkeana* (Fig. 32) in der Nordsee wird oft über 100 m lang. Der Thallus ist fingerförmig geteilt, die bandartigen Abschnitte sitzen auf einer hohlen Kugel (dem Schwimmorgan) und all' das ist an einem überaus langen Strick befestigt. Die *Macrocystis pyrifera* (Fig. 33) in den südlichen Meeren wird bis über 300 Meter lang. Ihre bandförmigen Abschnitte sitzen auf dem gemeinschaftlichen strickförmigen Thallus und haben an der Basis hohle Kugeln. Der Vegetationsgipfel schneidet fortwährend neue und neue bandartige Abschnitte ab, welche auf dem Meeresspiegel schwimmen. Die ganze Pflanze ist durch einen Strick an dem Meeresboden festgemacht. Diese Tange (ebenso wie das Sargassum) bedecken das Meer viele Kilometer weit. Auch andere Gattungen der Laminariaceen, Fucaceen etc. erreichen kolossale Dimensionen. Es ist dies der Überrest der Vegetation, welche schon in den silurischen Meeren in gleicher Gestalt gewuchert hat.

B. Charophyta (Armleuchter).

Diese Pflanzengruppe umfasst eine geringe Anzahl von Gattungen, deren wichtigste Vertreter *Chara* und *Nitella* sind. Es sind dies makroskopische (meistens 20—60 cm hohe) insgesamt grüne, selbständige, in süßem oder salzigem (Brack-) Wasser lebende Pflanzen.

Durch ihre äussere Erscheinung (Fig. 34), und wie wir gleich hören werden, auch durch ihre Organisation sind sie manchen phanerogamen Wasserpflanzen ähnlich, wofür sie auch Linné gehalten hat, indem er sie der Klasse *Monoecia*, *Monandria* beizählte, weil er deren Antheridien als Staubgefässe und die Oogonien als Fruchtknoten ansah. Auch auf andere Botaniker der älteren Periode machten die Charen den Eindruck von vollkommeneren Pflanzen. So hat sie z. B. Bauhin zu den Wasserschachtelhalmern (»*Equisetum foetidum sub aqua repens*«) und Jussieu zu den Najadeen gezählt.

Bemerkenswert ist, dass die Charophyten nicht Bewohner der weiten Meere sind, wie die Rot- und Braunalgen, mit denen sie morphologisch und phylogenetisch verglichen werden können. Schon daraus und dann aus dem Umstande, dass sie hohen Alters sind (man kennt sie schon aus der Triasperiode) geht ihre genealogische Selbständigkeit hervor.

Der Charophytenstallus ist stets in regelmässige abstehende Glieder und Knoten geteilt und wächst durch eine einzige Endzelle, welche nach

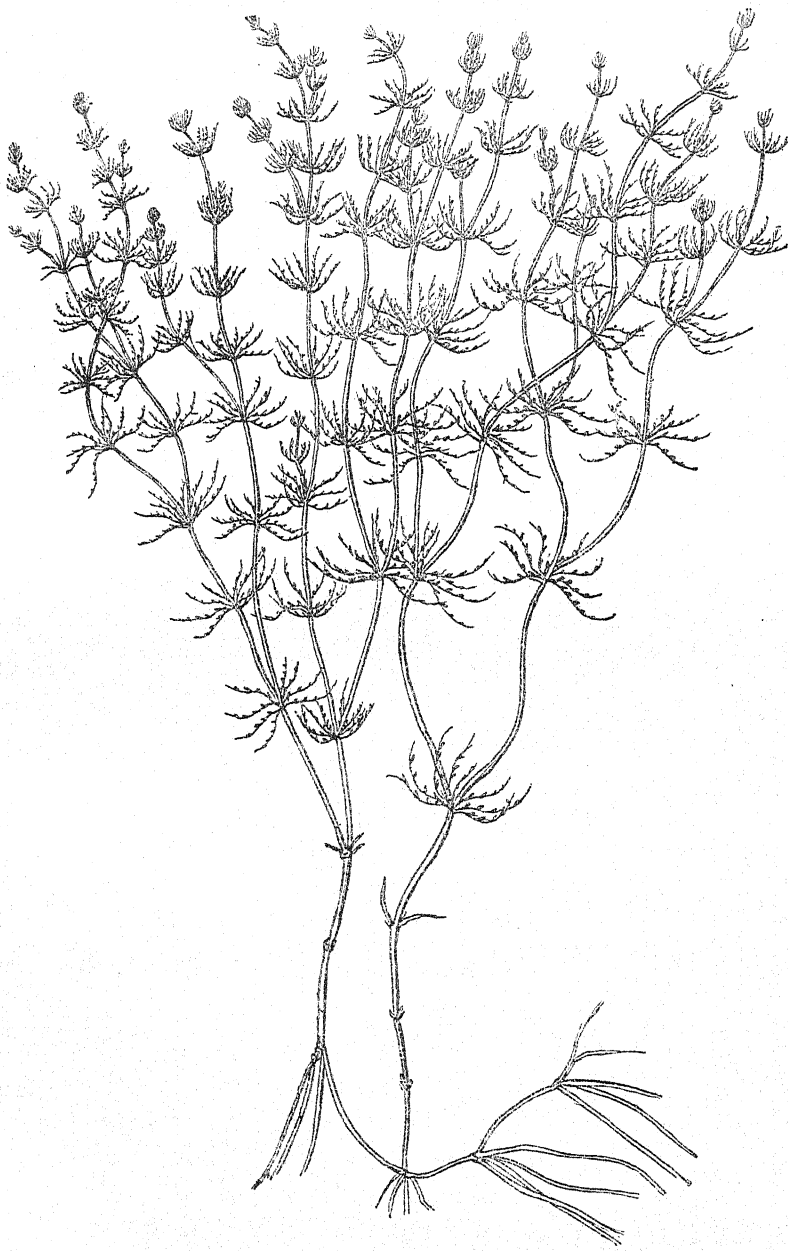


Fig. 34. *Chara foetida* A. Br. (nach Migula).

hinten Töchterzellen in gesetzmässiger Regelmässigkeit segmentirt. Diese Glieder sind entweder eine einfache Zelle oder sind sie von einer Rindenschicht umgeben, deren Zellen spiralig gewunden sind. Diese Rinde entsteht durch das nachträgliche Zusammenlaufen der Blattbasen und zwar

oberhalb und unterhalb der Blätter, so dass etwa in der Mitte des Gliedes die Blattspuren sich begegnen.

An den Stengelknoten wachsen im Quirl kurze Seitenzweige heraus, deren Wachstum bald aufhört, so dass sie mit den Blättern der Phanerogamen verglichen werden können. Diese Blätter sind fadenförmig, einfach oder in regelmässigen Abständen wiederholt in kleine Zweige geteilt. Die Blattquirle an den Stengeln wechseln mit einander ab.

Die Geschlechtsorgane (Fig. 37) sind durch Form und Geschlecht scharf von einander geschieden, indem sie Oogonien und Antheridien bilden. Beide (bei den ein- und zweihäusigen) sitzen an den Blättern und treten entweder als Beendigung der seitlichen Blättchen auf oder entstehen an der Stelle der letzteren.

Die Antheridien (Fig. 35) sind vollkommen rund, rot, an der Oberfläche mit 8 Schildern gedeckt, welche an der Innenseite inmitten einen ganzen Busch dünner, langer, querüber dicht gegliederter Fäden tragen (manubrium). In jeder solcher Fadenzelle entwickelt sich ein in ein dünnes, spiralgiges Schwänzchen verengtes und am Ende mit zwei langen Cilien versehenes Spermatozoid.

Das entwickelte Oogonium enthält eine weibliche Mittelzelle (das eigentliche Oogonium), welches jedoch an der Oberfläche mit spiralgig gewundenen, röhrenförmigen, sonach die Wand des Oogoniums bildenden Zellen umwickelt ist. Diese Spiralzellen gliedern am Ende eine oder zwei Zellen ab, welche ein Krönchen bilden.

Die Entwicklung des Oogoniums (Fig. 37) in der Jugend ist beiläufig dieselbe wie die des Blattknotens. Die rings um die Mittelzelle (n) im Kreise stehenden Knotenzellen (h) wachsen zu spiralgigen Röhrenchen heran und umgeben auf diese Weise das Oogonium. Das Letztere entsteht aus der Terminalzelle (s) und segmentirt noch an der Basis 1—2 bedeutungslose Wandungszellen (x).

An dem reifgewordenen Oogonium neigen sich die Krönchenzellen derart zurück, dass unter denselben Spalten entstehen, durch welche die Spermatozoiden eindringen und die Befruchtung bewirken. Nach der Befruchtung entwickelt sich eine einzige Oospore, welche von gedrehten Zellen umgeben ist, deren Innenwandungen dick und hart werden, so dass sie einen festen Panzer an der Oospore bilden, welcher auch überwintern oder längere Zeit ausruhen kann. Es geschieht auch häufig, dass die äusseren gedrehten Zellen abfallen und dass so auf der Oospore nur der feste Panzer mit den spiralgigen Rippen erübrigt.

Wenn wir nun die Geschlechtsorgane und das Erzeugnis ihres Kopulationsaktes mit den Algen einer- und den Muscineen anderseits vergleichen, so sehen wir, dass wir hier ein getreues Bild der Cystokarpie bei den Rotalgen (Rhodophyceen) haben — sich z. B. die abgebildete *Lejolisia*. Auch hier sind die Sporen von der Zellwand umgeben, welche aus den unter dem Oogonium befindlichen Zellen aufgewachsen ist, blos mit dem

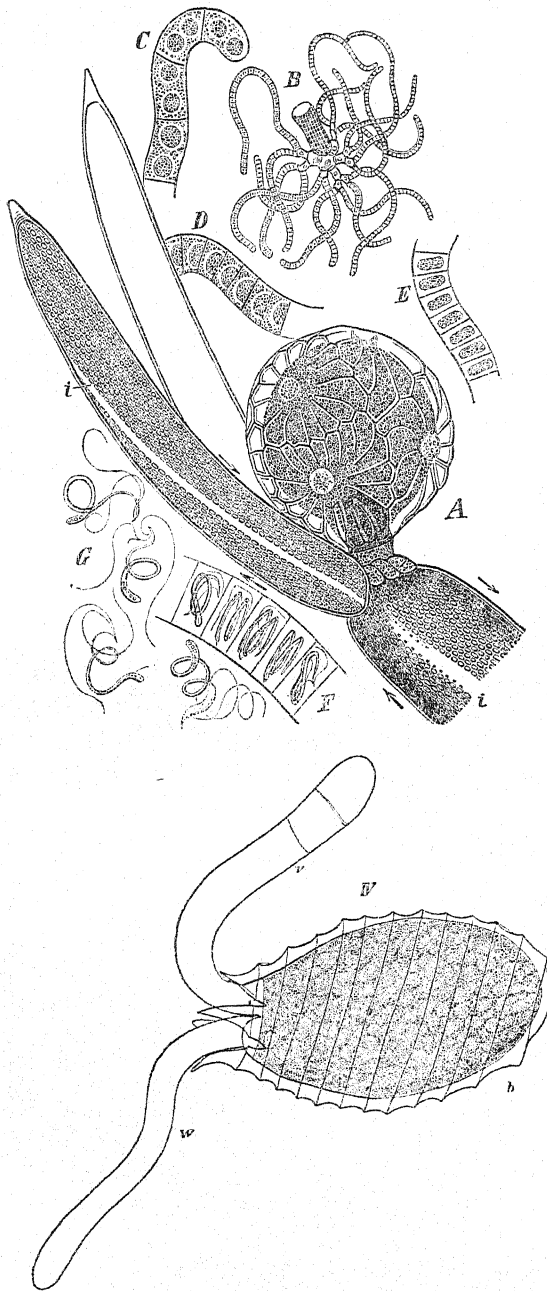


Fig. 35. *Nitella flexilis*. A) Fast reifes Antheridium am Ende des Hauptstrahles, neben ihm zwei Seitenstrahlen des Blattes, i) Interferenzstreifen zwischen den Plasmaströmungen, B) ein Manubrium mit langen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, C) Ende eines solchen Fadens, D, E) Entwicklungsstadien der Spermatozoiden, F, G) reife Spermatozoiden. (Nach Sachs.) B) Keimung der Spore von *Chara foetida*. v) Vorkeim, w) Wurzel (nach Migula).

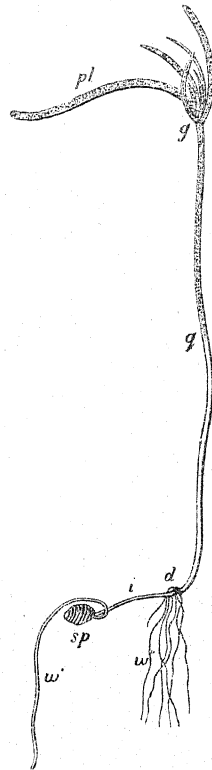


Fig. 36. *Chara fragilis*, junge Keimpflanze; sp) Spore, i, d, q, pl) Vorkeim, d) Rhizidenknoten, w) Rhizoiden, w') Hauptwurzel, g) Blattquirl. (Nach Pringsheim.)

Unterschiede, dass hier diese Wand sich zumeist erst nach der Befruchtung bildet, während dies bei den Charophyten schon vor der Befruchtung erfolgt.

Bei den *Muscineen* ist das Oogonium oder die weibliche Zelle auch durch die Wandzelle verschlossen, welche sich vor der Befruchtung gebildet hat und das sogenannte Archegonium darstellt. Es

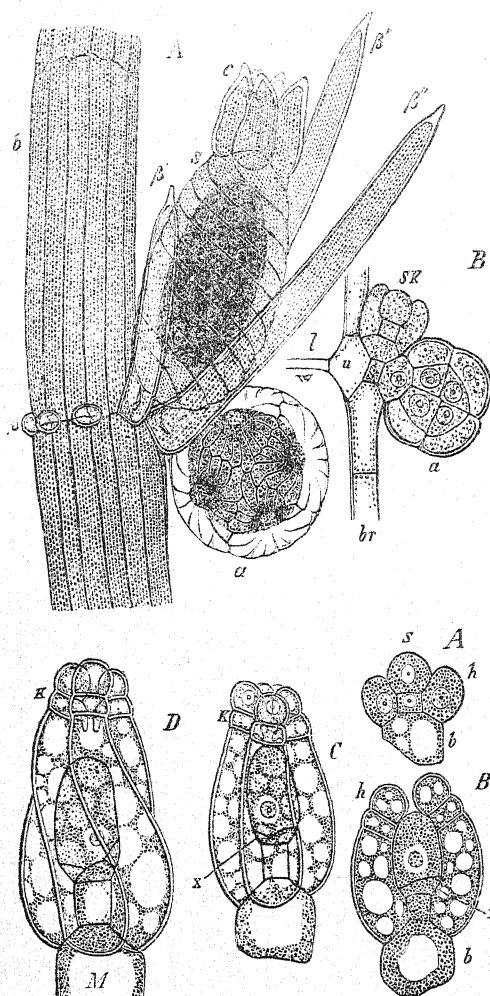


Fig. 37. *Chara fragilis*. A) Mittlerer Teil eines Blattes b), a) Antheridium, s) Eiknospe, β) Seitenblättchen, c) Krönchen. — M) Entwicklung der Eiknospe von *Nitella flexilis*. (Nach Sachs.)

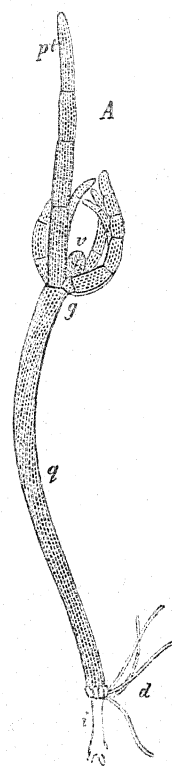


Fig. 38. *Chara foetida*, Vorkeim. älteres Stadium, i) blasser Teil unter dem Wurzelknoten, q-pt) Vorkeim, d) die Rhizoiden, g) Blattquirl, v) die Knospe für die definitive Pflanze (nach Sachs).

ist hiebei der Unterschied, dass die Archegonienwandung durch Segmentation der Archegoniumsgrundzellen entstanden ist und sich aus einer dieser Zellen gebildet hat.

Aus beiden Vergleichen ersehen wir also, dass das weibliche Organ der Charophyten eher den Cystokarprien der Rotalgen ähnlich ist. Die Autoren pflegen in Verlegenheit zu sein, wie sie dieses Organ benennen sollen. Manche nennen es »Sporenknospe«, Andere »Eiknospe«, noch Andere »Sporange«. Es scheint uns das Alles überflüssig zu sein und wir würden vorziehen, die Benennung »Cystokarpium« beizubehalten, wodurch zugleich die Homologie mit den Rotalgen angedeutet wird.

Die Antheridien sind bei den Charophyten sehr zusammengesetzt und erinnern in gar nichts an die männlichen Organe der Rhodophyceen

Eher weisen sie auf die Antheridien der Muscineen hin, mit denen sie auffallend ähnliche Spermatozoiden haben. Die Organisation der Antheridien bei den Charophyten ist aber komplizierter als bei den Antheridien der Muscineen.

Das Erzeugnis der Geschlechtskopulation bei den Charophyten ist eine einzellige, ruhende Oospore. Bei den Rhodophyceen sind ebenfalls solche Sporen vorhanden, welche sich aber in grösserer Anzahl aus den befruchteten Zellen des Cystokarpiums zu bilden pflegen. Der Unterschied liegt hier also bloss in der Sporenanzahl. Bei den Muscineen entsteht aus dem befruchteten Oogonium etwas ganz Anderes. Hier entsteht ein mehrzelliger Körper, welcher sich in ein ganzes, morphologisch und anatomisch zusammengesetztes Organ (das Sporogonium) entwickelt. Und dieses Organ bildet erst die Sporen. Das Erzeugnis der Kopulation bei den Charophyten ist daher den Kopulationserzeugnissen der Thallophyten, namentlich der Algen, nicht aber jenem der Muscineen ähnlich.

Betrachten wir nun auch die vegetativen Teile der Charophyten und vergleichen wir dieselben mit den übrigen Kryptogamen.

Vor Allem tritt an dem Charophytenhallus die Gliederung des Stengels oder der Hauptachse und der Seitenzweige, welche wir Blätter genannt haben, hervor (Fig. 35). Es sind dies allerdings nicht Blätter im Sinne der Phanerogamen, aber doch wohl differenzierte Thallusteile mit beschränktem Wachstum, wie wir solche bereits bei den Algen an mehreren Stellen kennen gelernt haben. Sie sind morphologisch den sogenannten Blättern der Laubmoose homolog. Diese Blätter haben auch die Eigentümlichkeit, dass sie in regelmässige, untereinander abwechselnde Quirln gestellt

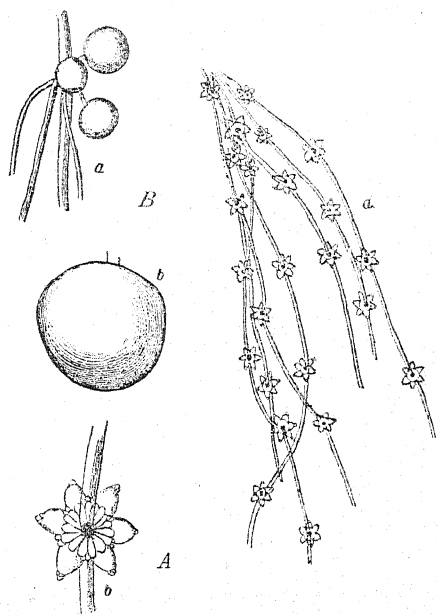


Fig. 39. A) Stengelknöllchen von *Chara stelligera*. — B) Wurzelknöllchen von *Chara aspera*. (Nach Migula.)

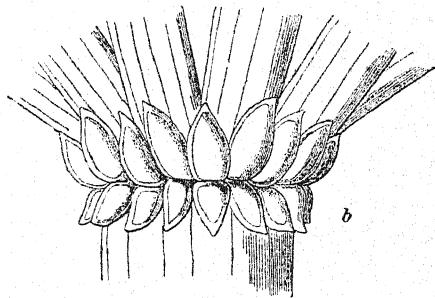


Fig. 40. Stipularkranz von *Chara ceratophylla*. (Nach Migula.)

sind. Diese Blätter bilden an der Basis auch gewisse stipuläre Anhängsel (Fig. 40). Die Seitenzweige entstehen immer nur in einem (Chara) oder in zwei (Nitella) dieser Blattwinkel in einem Quirl (und zwar durchweg in der Achsel des ersten Blattes). Die Stellung und Orientation zu den Winkelachsen ist also bei den Blättern der Charophyten noch stabiler als bei den Algen und ist jener der Moosblätter vollkommen gleich.

Die Hauptachse wächst mittels einer einzigen Terminalzelle auf, was ein gemeinsames Merkmal aller Thalloyphyten ist. Die Verzweigung ist, wie schon bemerkt wurde, typisch monopodial.

Die Charophyten bilden weder Gonidien noch Zoosporen noch schliesslich irgendwelche ungeschlechtliche Sporen, welche bei den Thalloyphyten eine allgemeine Erscheinung sind. In dieser Beziehung stimmen sie mit den Muscineen und höheren Kryptogamen überein. Bei einigen Arten (Chara stelligera) entstehen an den unterirdischen Stengelknoten sternförmige Knöllchen (Fig. 39), welche, wie die Knollen der Phanerogamen Reservestoffe enthalten und überwintern können, um im Frühjahr zu neuen Pflanzen aufzukeimen. Auch aus den Rhizoiden (Würzelchen) können sich einzellige Knöllchen bilden (Fig. 39). In den Blattwinkeln bilden sich besondere kleine Zweige, welche über den Winter ruhen und im Frühjahr zu neuen Pflanzen aufwachsen können. Dies sind vegetative Vermehrungsarten, welchen wir bei den höchstorganisierten Phanerogamen begegnen und wovon wir gewisse Analogien auch bei den Laubmoosen sehen.

Die Rhizoide der Charophyten sind dünne, einfach und schief gegliederte Fäden, welche sich auch verzweigen können. Sie haben keine Knoten und sind nicht grün, da sie immer aus den Knoten an den älteren Teilen des Stengels oder auch des Vorkeims entstehen. Dem Werte nach sind dieselben also den Rhizoiden der Laubmoose völlig homolog. So vollkommen entwickelte Rhizoide finden wir bei keiner Alge.

Eine sehr wichtige Erscheinung bei den Charophyten ist die Keimung der Spore (Fig. 35, 36, 38). Dieselbe schwillt an und durchbricht am Ende die Hartschale, wobei sofort eine Zelle abgeschieden wird, welche sich in 2 Teile scheidet. Aus einer Hälfte wächst nach unten die Hauptwurzel (w) und aus der zweiten nach oben ein langer Faden (v), welcher sich querüber in Zellen gliedert — der sogenannte Vorkeim. Der Vorkeimsfaden verlängert sich auffallend, bildet unten zuerst einen Knoten, aus welchem die Rhizoide (d) herauswachsen, oberhalb desselben dann einen zweiten Knoten, welcher die Grundlage zu dem Quirl der Seitenblätter (g) abgibt. Aus der ältesten Zelle des Blattquirls bildet sich die Knospe (v) für den definitiven Stengel und die Pflanze, welche so aus dem Vorkeime erst aufwächst. Ausnahmsweise entwickeln sich die Vorkeime auch aus den Knoten der älteren Stengelteile der Gattung Chara und daran wieder neue Stengel. So sind dieselben also der vegetativen Vermehrung dienstbar.

Infolge dessen haben wir hier 2 Pflanzenstadien: 1. Den temporären, sterilen, ungeschlechtlichen Vorkeim und 2. die stabile, geschlechtliche, sporenbildende, aufrechte, definitive Pflanze. Manche legen diese beiden Stadien als 2 verschiedene Generationen aus (A. Braun). Gewöhnlich wird der Vorkeim der Charophyten mit dem Protonema der Laubmoose verglichen.

Eines wie das Andere scheint uns unrichtig zu sein, wie auch schon Migula bemerkt hat. Es ist allerdings gewiss, dass wir hier zwei Stadien haben, welche wir besser zwei Achsen (auf dieselbe Art, wie bei den Phanerogamen) nennen könnten. Sowie bei vielen Phanerogamen aus dem Samen ein blos mit Schuppen besetzter Wurzelstock und aus den Winkeln dieser Schuppen erst der definitive, oberirdische Stengel als zweite Achse aufwächst, so ist auch bei den Charophyten der Vorkeim ein in der Wesenheit ebenso wie die definitive Pflanze organisiertes Pflänzchen, denn es hat selbst Wurzeln, teilt sich selbst in Noden und Internoden, bildet selbst einen Blattquirl, also alles, wie bei der definitiven Pflanze. Er selbst bildet auch keine Sporen, weder geschlechtliche noch ungeschlechtliche. Wir können daher im Vorkeim der Charophyten keineswegs die erste Generation, wohl aber die erste Achse und dann im Stengel die zweite Achse (auf dieselbe Art, wie bei den Phanerogamen) erblicken.

Die Chantransia-Generation der Gattung *Batrachospermum* sowie andere Fälle dieser Art bei den Thallophyten lassen sich überhaupt nicht gut mit dem Vorkeim der Charophyten vergleichen. Auch das Protonema der Laubmoose hat eine andere morphologische Bedeutung. Bei diesen sind es in aller Unregelmässigkeit verzweigte, blos quergegliederte Fäden, welche allmählich in Würzelchen übergehen. Auf diesen bilden sich — an welchen Stellen immer — Höckerchen als Knospen für die definitiven beblätterten Stämmchen. Das Protonema der Laubmoose bildet ebenfalls kein Hauptwürzelchen.

Dies Letztere als ein und der grüne bereits gegliederte Vorkeim als zweiter Pol erinnern eher an die Entwicklung des Embryos der Farne. Wenn wir die Gattung *Ceratopteris* vergleichen, so haben wir an den ersten Anfängen des auf dem Prothallium entstehenden Embryos eigentlich dasselbe. Der Vorkeim der Charophyten gleicht deshalb dem Embryo der Farne oder dem Sporogon der Laubmoose, nur mit dem Unterschiede, dass der Vorkeim samt der definitiven Pflanze uns eine geschlechtliche, sporenbildende Pflanze darstellt. Es ist dies so, als ob aus dem Prothallium der Farne, aus dem befruchteten Archegonium neuerdings ein Prothallium hervorkäme. Wenn das, aus dem Archegonium auf dem Prothallium der Gattung *Ceratopteris* hervorgewachsene Embryonalanaphyt nicht weitere Anaphyten gebären, sondern von neuem Archegonien tragen würde, so hätten wir denselben Vorgang, wie bei den Charophyten.

Diese morphologische Ansicht über den Vorkeim der Charophyten ist gewiss die richtigste und der Anschauung Migulas am nächsten.

Auf Grund dessen, was wir bisher über die Charophyten gesagt haben, müssen wir zugeben, dass dieselben unter den Kryptogamen einen hochorganisierten Typus darstellen. Dieser Typus geht schon so hoch, wie der der Muscineen, obgleich ganz in seiner Art, da er weder zu den Laub- noch zu den Lebermoosen irgend welche nähere Beziehungen hat. Es ist dies also ein selbständiger Typus, welcher sich parallel neben den Muscineen aus den niedrigeren Thallophyten in unvordenklichen Zeiten entwickelt hat. Mit den Algen hat er überhaupt nichts gemein und deshalb ist es unrichtig, wenn man ihn denselben beizählt. Wenn eine solche Vergleichung überhaupt am Platze wäre, so könnte von derselben höchstens hinsichtlich der vollkommensten Gattungen aus der Gruppe der Melanophyceen und Rhodophyceen die Rede sein*).

Es ist demnach am richtigsten die Charophyten als selbständige Gruppe hinter die Algen neben die Muscineen zu stellen. Diese Ansicht hat auch der Charophytenmonograph Migula ausgesprochen**).

In gedrängter Übersicht können wir folgende Punkte hervorheben, warum wir die Charophyten als eine höher organisierte Gruppe der Kryptogamen ansehen müssen:

1. Die Gliederung des Thallus in eine Achse mit unbegrenztem und in Blätter mit begrenztem Wachstum.
2. Die Stellung der Blätter in regelmässigen und abwechselnden Quirlen.
3. Das Aufwachsen der Seitenzweige blos aus den Blattwinkeln.
4. Der Vorkeim hat die Natur der Farnembryone.
5. Die regelmässige Stellung der Geschlechtsorgane an den Blättern.
6. Die Entwicklung echter, gegliederter Rhizoide.
7. Die an die Muscineen erinnernde Compliziertheit und Vollkommenheit der männlichen und weiblichen Organe.
8. Das Nichtvorhandensein ungeschlechtlicher Sporen.

Die Charen wachsen im Wasser, gewöhnlich in grosser Menge, indem sie am Boden der Teiche, Seen und Tümpel besondere Formationen bilden. Einige sind einjährig und vermehren sich alljährlich durch reife Sporen; andere sind perennierend und überwintern im Wasser. Manche vermehren sich, wie wir schon erwähnt haben, vegetativ mittelst Knollen und kleinen Zweigen.

Am bemerkenswertesten ist infolge ihrer Lebensweise die Art *Chara crinita*, welche gern im Salzwasser wächst. Dieselbe ist ungleichmässig fast

*) Einige Autoren stellen die Charophyten direkt zu den Chlorophyceen oder in deren Nähe; sie haben jedoch mit denselben nur ein einziges Merkmal gemeinsam — die grüne Farbe!

**) Viele französische Botaniker (so Maout und Decaisne) stellen die Characeen ebenfalls als selbständigen Typus zwischen die Pteridophyten und Muscineen.



Fig. 41. *Nitella capitata* Ag. (Nach Migula.)

in ganz Europa verbreitet, kommt hie und da auch sehr häufig, aber fast immer nur im weiblichen Geschlechte vor. Männliche Pflanzen mit Antheridien wurden bisher blos in Frankreich, Siebenbürgen und am kaspischen See gefunden*).

*) In Böhmen kommt sie blos in salzigen Gewässern bei Oužic vor. Čelakovský führt an, dass sie hier blos in Exemplaren männlichen Geschlechts gefunden wurde; dies ist aber unrichtig, denn die Pflanzen, die Čelakovský in der Hand hatte, sind insgesamt weiblich!

Auf Standorten, wo bloß weibliche Pflanzen wachsen, vermehrt sie sich trotzdem durch reife Sporen, obzwar dieselben nicht befruchtet worden sind (sie ist einjährig). Durch Versuche wurde wiederholtargetan, dass die unbefruchteten Sporen reifen und keimen. Wir haben hier also einen im Pflanzenreiche denkwürdigen Fall der echten Parthenogenese. Es wurden auch Versuche mit unbefruchteten Sporen anderer Arten von Charen angestellt, aber da entwickelten sich die unbefruchteten Sporen entweder gar nicht oder sie entwickelten sich zwar, aber gelangten nicht zur Keimung. Unserer Ansicht nach wäre es dankbar, diese Frage durch Versuche an verschiedenen Charophytenarten zu studieren und eventuell die Ursache und Entstehung der parthenogenetischen Arten zu suchen.

Unsere Charophyta sind zumeist nur durch die Gattungen *Chara* und *Nitella* (Fig. 41) vertreten, welche Gattungen aber anatomisch und habituell ziemlich verschieden sind.

C. Moose (Muscineae).

Zwei Typen sind es, welche diese Pflanzengruppe bilden: Die Laub- und Lebermoose. Diese beiden Typen gehen parallel nebeneinander; einer ist von dem anderen phylogenetisch unabhängig. Gemeinschaftlich ist ihnen bloß die Lebensweise, dann die Art, wie sie ihre Sporen und Generationen entwickeln.

Aus der einzelligen Spore keimt bei den Laubmoosen zuerst das fadenförmige, einer Cladophora ähnliche Protonema, auf welchem sich eine Knospe und aus dieser das beblätterte Stämmchen bildet, welches die Antheridien und Archegonien trägt. Aus der Spore der Lebermoose keimt direkt das beblätterte Stämmchen oder das flache, ungegliederte Lager, welches wiederum die Antheridien oder Archegonien enthält. Lager und Stämmchen sind grün, also selbständig und fast immer an der Luft lebend; in dieser Generationsform verbringen sowohl die Laub- als die Lebermoose ihr Leben. Das mit Hilfe der Spermatozoiden befruchtete Archegonium wächst zu einem eigenen, aus zusammengesetztem Gewebe gebildeten, makroskopischen, gewöhnlich unten gestielten, oben kugelig verdickten Körper, dem sogenannten Sporogonium auf. Das Sporogonium ist als eigene Generation von dem beblätterten Stämmchen abgegliedert und bildet in seinem Inneren die Sporen. Das Sporogonium ist also die zweite sporenbildende, aber ungeschlechtliche Generation. Diese Generation geht nach der Ausstäubung der Sporen zugrunde, ist also temporär.

Die Entwicklung, Form und Zusammensetzung der Archegonien und Antheridien sind bei den Laub- und Lebermoosen ziemlich gleichartig.

Das Archegonium entsteht anfangs auf der Oberfläche des Lagers als Zellenhöcker (nur bei der Gattung *Anthoceros* ist es in Lager versenkt und mit dem Lagergewebe verwachsen). Der Zellenhöcker

entstand durch Segmentierung aus der ursprünglich einzigen Zelle. Er verwandelt sich schliesslich in ein mehrzelliges, unten bauchig verdicktes, dann in einen dünnen, langen Hals verengertes, entweder dem Lager aufsitzendes oder auch ziemlich lang gestieltes Gebilde (so namentlich bei den Laubmoosen). Bei den Riccien umwachsen die benachbarten Lagerzellen das Archegonium derart, dass es schliesslich im Lager vollständig versenkt ist und bloss mit dem Halsende aus demselben hervorragt.

Auf dem Durchschnitt (Fi. 89b) sehen wir, dass sich der Halsteil aus einigen, parallelen Zellenreihen (gewöhnlich 4-6) zusammensetzt. Die mittlere Reihe (die Kanalzellen) resorbieren sich bald und der so entstandene Kanal füllt sich mit Schleim. Auch die verdickte untere Partie des Archegoniums hat mehrzellige Wände (in 1—3 Schichten), worin sich die grosse Eizelle befindet. Ober derselben befindet sich ursprünglich noch eine kleinere Bauch-

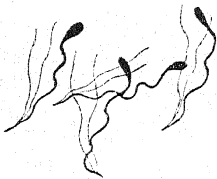


Fig. 42. Die Spermatozoiden der Muscineen.

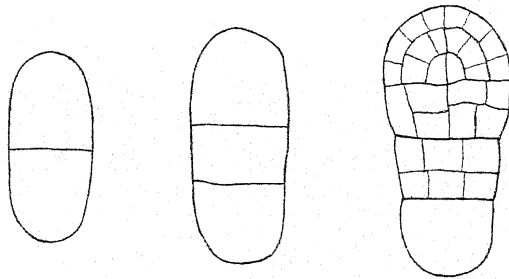


Fig. 43. Schematische Darstellung der ersten Segmentierung der befruchteten Eizelle bei den Muscineen.

zelle, welche jedoch schliesslich auch zerfliesst und so ist dann die Bauchzelle mit Schleim bedeckt, welcher sie teilweise vor dem Eindringen von Wasser schützt, teilweise den Zutritt der Spermatozoiden erleichtert. Zur Zeit der Reife treten die Zellen am Halsende auseinander, wodurch die Öffnung in den Kanal erweitert wird.

Auch die Entstehung der Antheridien hat einen ähnlichen Verlauf. Auch hier wölbt sich eine Zelle aus dem Lager heraus, worauf sie sich durch wiederholte Segmentierung in ein kugeliges oder cylindrisches, verschieden lang gestieltes Körperchen*) verwandelt, welches äusserlich eine einschichtige Wandung und innerlich eine Menge von Zellen hat, aus denen sich in jeder ein kleines Spermatozoid bildet (Fig. 89c). Die Spermatozoiden strömen zur Reifezeit aus dem geöffneten Antheridium heraus. Sie sind vorn verdickt, hinten in ein spiralig gedrehtes Schwänzchen verschmälert

*) Nur bei *Anthoceros* sind die Antheridien in das Lager versenkt, um sich schliesslich heraus durchzureissen; bei *Riccia* entsteht eine Umwachsung, wie bei den Archegonien.

und am Ende mit zwei langen Cilien versehen (Fig. 42). Sie bewegen sich munter und gelangen mit Wasser (Regen, Tau) auf das Archegonium.

Die befruchtete Eizelle teilt sich vorerst durch eine zur Länge des Archegoniums senkrechte Scheidewand und durch fortschreitende weitere Teilung der Zellen bildet sich aus der unteren Zelle der sogenannte Fuss und aus der oberen die sogenannte Kapsel, welche sich in einen längeren oder kürzeren Stiel verengert (Fig. 43). Manchmal ist die Kapsel vollkommen sitzend. Der Fuss wird schliesslich stärker und ist durch ein differenziertes Gewebe scharf von dem Gewebe des Stämmchens geschieden. Zur Reifezeit dringt der Fuss gewöhnlich tief in das Gewebe des Stielchens oder des Lagers ein.

Die Wandungen des Archegoniums bilden an dem reifen Sporogonium an der Basis eine kleine häutige Scheide oder sie reissen sich auch ringsum ab oder sitzen auf der Kapsel als Haube (calyptra). Der erstgenannte Fall kommt bei den Lebermoosen und Torfmoosen (*Sphagnum*), der letztere bei den Laubmoosen vor.

Das Gewebe in dem reifenden Sporogone ist reich an lebenden Zellen, deren Inhalt sich in 4 Zellen teilt, welche sich mit steifen, häufig mit einer eigentümlichen Struktur versehenen Wandungen umgeben und so sich in Sporen umwandeln, welche schliesslich durch eine Öffnung aus dem Sporogone herausstäuben.

Die Einzelheiten in der Bildung der Sporogone, ihres Öffnens, der Sporenbildung, der Schleudern (Elateren), Säulchen etc. sind sehr mannigfaltig und bilden eine Grundlage der speciellen Systematik. Wir wollen vorläufig diesen Punkt ausser Betracht lassen und unsere Aufmerksamkeit der Bedeutung des Archegoniums und Sporogons zuwenden.

Die Eizelle stellt uns bei den Thallophyten unleugbar ein Oogonium dar. Dieses Oogonium ist aber schon vor der Befruchtung durch die vielzelligen Wandungen des Archegoniums eingeschlossen. Die Cystokarprien der Rotalgen haben zwar auch mehrzellige Wandungen, welche jedoch zumeist erst infolge der Befruchtung entstehen, ebenso wie die Früchte der Gattung *Coleochaete*. Eine grössere Ähnlichkeit mit den Archegonien haben die weiblichen Organe der Charophyten, jedoch mit dem Unterschiede, dass hier nach der Befruchtung die Eizelle sich in eine einzige Spore umwandelt. Streng genommen, ist also das Archegonium der Muscineen vermöge seiner Organisation zwar den erwähnten drei Formen verwandt, aber identisch ist es mit ihnen nicht, indem es hier ein spezifisch besonders entwickeltes Organ darstellt. Es ist gewiss komplizierter und vollkommener als alle ähnlichen Organe bei sämtlichen Thallophyten. Seiner Entstehung zufolge ist es ein Trichomprodukt auf der Oberfläche des Lagers. Dies beweisen auch die sogenannten Haarparaphysen, welche ganz ähnlich in der Jugend zwischen den Archegonien während der Blüte sich entwickeln, nur mit dem Unterschiede, dass sie steril bleiben.

Die Paraphysen dienen dann nur als Hülle der zarten Archegonien in der sogenannten Blüte.

Eine ähnliche Bedeutung hat das Antheridium der Muscineen, welches übrigens in analoger Zusammensetzung bei verschiedenen Thallophyten vorkommt. Die Vollkommenheit des Moos-antheridiums ist in der Regel durch die entwickelte einschichtige Wandung gekennzeichnet.

Das Sporogon der Muscineen zeigt sich uns nicht als Frucht, sondern als besonderes, neues, morphologisches Gebilde, welches sogar bedeutende makroskopische Dimensionen annimmt (siehe z. B. die Gattungen *Polytrichum*, *Buxbaumia*, *Sphagnum*, *Bartramia*). Das Sporogon ist etwas neues, was bei den Thallophyten nirgends vorkommt, denn aus dem Oogonium der Thallophyten entstehen bloß Sporen und sonst weiter nichts. Das Sporogon ist bei den Laubmoosen am vollkommensten entwickelt, sowohl morphologisch als auch anatomisch. Auch seine Entwicklung nach der Befruchtung dauert gewöhnlich längere Zeit, manchmal auch 2 Jahre (*Hypnum cupressiforme* reift 1 Jahr, *Polytrichum commune* 13, *Dicranum* 17—22, *Grimmia*, *Coscinodon* 22—24 Monate). In dieser Gestalt hat es einen langen, dünnen Stiel (die sogenannte Seta) und eine kugelige oder keulenförmige Kapsel. Mit dem aufgedun-

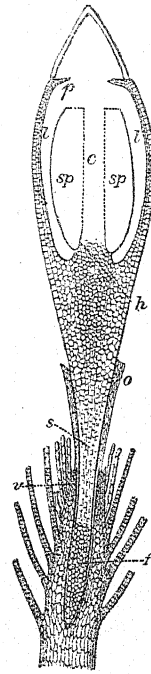


Fig. 44. *Orthotrichum stramineum*, Längsschnitt durch das Sporogon; f) Fuss, v) Vaginula, s) Seta, h) Hals, sp) Sporensack, l) Luftraum, c) Columella, p) Peristom. (Nach Limp-richt.)

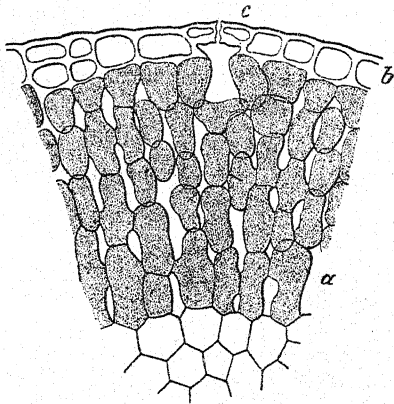


Fig. 45. *Bryum argenteum*, Querschnitt durch den Halsteil des Sporogons, a) Palisadengewebe, b) Epidermis, c) Spaltöffnung. (Nach Haberlandt.)

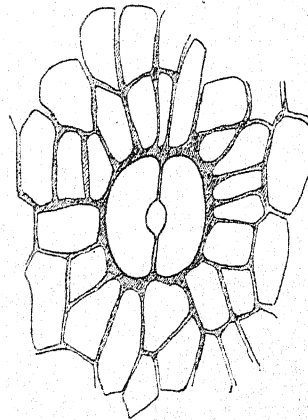


Fig. 45a. *Orthotrichum leiocarpum*, Spaltöffnung aus der Kapselwand. (Nach Limp-richt.)

senen Fuss ist es in das Ende des Stämmchens eingefügt (Fig. 44). Durch die Achse der Kapsel geht eine feste Säule (columella), um welche herum sich eine sporenbildende Gewebeschicht entwickelt. Äusserlich beobachten wir eine echte Epidermis mit echten Spaltöffnungen von derselben Zusammensetzung und Entwicklung, wie bei den Blättern der Phanerogamen (Fig. 45, 45a). Unter der Epidermis finden wir (meistenteils in dem Halsteil) grünes Palissadengewebe und Schwammparenchym, wie bei den Phanerogamenblättern. Der Stiel des Sporogoniums hat eine äussere Epidermis, dann mehrere Schichten eines festen Gewebes, ferner ein Leitparenchym und in der Achse einen Streifen Leitgewebe, welches häufig von einer Schutzscheide umgeben ist — im Wesentlichen also den ersten Anfang eines Gefässbündels. Das Leitgewebe übergeht in die Kapsel. Wir sehen aus dieser Konstruktion, dass das Sporogon selbstständig leben und sich entwickeln kann. Seine Gewebe sind identisch mit jenen des Phanerogamenblattes. Die verdickte Kapsel gleicht dann der flachen Blattspreite, die Säule

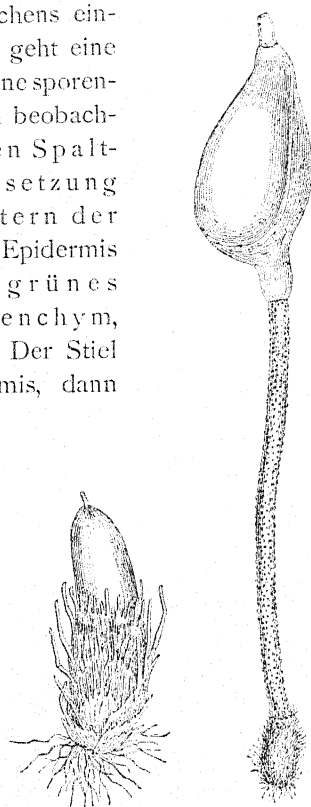


Fig. 46. *Buxbaumia aphylla*, Jugendstadium und die Pflanze im Alter, nur aus blattlosem Sporogon bestehend. (Nach Bruch-Schimper.)

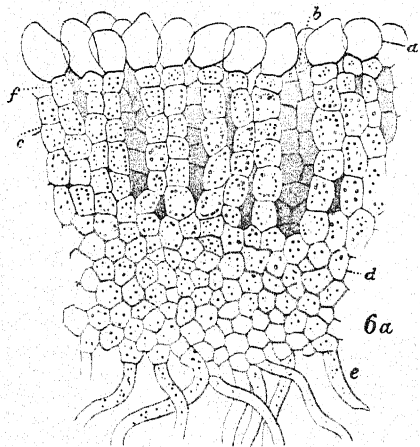


Fig. 47. *Riccia Bischoffii*, Längsschnitt des Thallus, a) turgide hyaline Zellen der Oberfläche, b) Öffnungen in die Hohlräume, f) chlorophyllose Zellen mit tanzenden Körperchen, c) senkrechte grüne Zellen, d) Parenchym, e) Rhizoiden. (Nach Velen.)

der Mittelrippe des Blattes, das Stielchen des Sporogoniums dem Blattstiel. Hier sieht man also, dass aus der befruchteten Eizelle im Archegonium der Laubmoose das echte Blatt der Phanerogamen oder Farne sich gebildet hat.

Auch das Farnblatt trägt dann die Sporen, wie die Kapsel des Sporogoniums. Schon in dem vorigen Kapitel haben wir auseinandergesetzt, dass der Embryo des Farns *Ceratopteris* sich

aus der Eizelle des Archegoniums ganz analog wie das Sporogonium der Laubmoose entwickelt und dass das aufgewachsene junge Pflänzchen auf dem Prothallium dieselbe Gestalt hat, wie das Sporogonium, nur mit dem Unterschiede, dass die Spreite nicht massiv, sondern flach ist. Auf dem ersten Blatte der Ceratopteris wächst dann das zweite Blatt, auf diesem das dritte u. s. w., bis aus den Basen sämtlicher Blätter die Achse entsteht. Die ersten Blätter stellen uns also echte Anaphyten der Phanerogamen dar, wie noch im zweiten Teile speziell auseinandergesetzt werden wird. Es ist demnach das Laubmoossporogonium ein echtes Anaphyt im Sinne der Phanerogamen.*)

Das Sporogonium stellt sich uns sonach als neue Generation dar, welche wir bei den Thallophyten nirgends gefunden haben. Diese Generation übernimmt schliesslich bei den Farnen auch eine vegetative Funktion auf Kosten der ersten (des Prothalliums), welche bald verschwindet. Interessant ist es, dass bei der Gattung *Buxbaumia* (Fig. 46) das Sporogonium so vollkommen entwickelt ist, wie wir es sonst bei keinem anderen Laubmoose finden, und dass hier das Sporogonium bereits auch eine vegetative Funktion übernimmt, denn sowohl das Stämmchen als auch dessen Blätter verkümmern frühzeitig und das Moos verbringt nach der Befruchtung sein Leben nur im Sporogon-Stadium. Hierin liegt eine schöne Bestätigung der oben dargelegten Theorie.**)

Die Sporogone der Lebermoose sind im Ganzen weniger vollkommen organisiert. So insbesondere haben sie auf der Oberfläche keine Spaltöffnungen, die Seta ist aus einförmigen, verlängerten Zellen von zarten Wandungen zusammengesetzt, infolgedessen das Sporogonium bald zu Grunde geht. Ebenso schnell ist seine Entwicklung. Dieser zarten Organisation wegen fällt die Reife der Sporogonien der Lebermoose meistens in die Sommerzeit. Deshalb ist es auch erklärlich, warum die Mehrzahl der Lebermoose ihre Heimat in den wärmeren Ländern***) haben, und wir können aus denselben Umständen den Schluss ziehen, dass die Lebermoose als ein niedriger als die Laubmoose organisierter Typus in den alten geologischen Perioden mannigfaltiger waren, als sie es jetzt sind.

Unter den Lebermoosen besitzt die Gattung *Anthoceros* (Fig. 56) das am vollkommensten entwickelte Sporogonium, denn an diesem ist die

*) Über diese Deutung des Sporogons habe ich schon vor 20 Jahren in meinen Vorlesungen vorgetragen und im Jahre 1897 habe ich dieselbe Sache in meinem Werke »Laubmoose Böhmens« S. 16 veröffentlicht. — Auf ähnliche Weise hat auch Pax seine Meinung über die Deutung des Sporogons in der »Morphologie der Pfl.« S. 373 ausgesprochen.

**) Merkwürdigerweise gelangt Goebel zum entgegengesetzten Schlusse, dass die *Buxbaumia* das niedrigst organisierte Laubmoos sein soll! Diesen Schluss zieht Goebel aus der Reduktion der männlichen Pflanze und aus der Reduktion des beblätterten weiblichen Stämmchens.

***) Die Verbreitung der Lebermoose über den Erdball hat Ähnlichkeit mit Verbreitung der Familie der Orchidaceen.

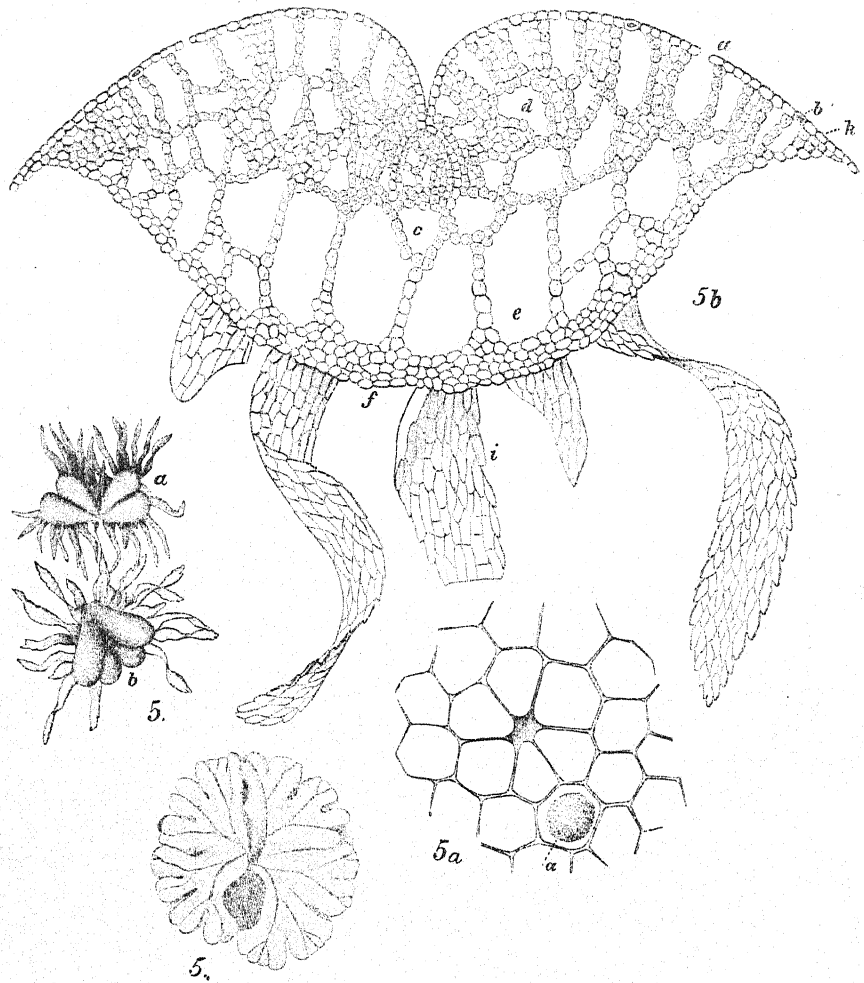


Fig. 48. *Ricciocarpus natans*, 5) terrestrische Form, 5a, b) Wasserform, 5a) Epidermis auf der Thallusoberseite mit einer Spaltöffnung, a) ein Körper in der Epidermiszelle. 5b) Querschnitt durch den Thallus: a) in den Hohlraum führende Spaltöffnung, k) chlorophyllose Epidermis, d) grünes Gewebe mit Hohlräumen, e) blasses Gewebe, f) hyalines Basalgewebe, i) einschichtige violette Schwimmschuppen, c) junges Glied. (Nach Velen.)

Mittelsäule (columella) entwickelt und in der echten Epidermis befinden sich echte Spaltöffnungen. Ausserdem hat dieses Sporogonium eine lange Dauer in der Weise, dass es an der Basis fortwährend neu wächst, während an der Spitze gleichzeitig die Reife eintritt.

Es könnte eingewendet werden, dass auch auf dem Thallus der Lebermoose (bei *Marchantia*, *Fegatella* u. s. w.) Spaltöffnungen vorhanden sind. Es wundert mich, dass bisher noch niemand auf dieses Moment aufmerksam gemacht hat. Die Spaltöffnungen der eben erwähnten zwei Gattungen sind

zwar sehr kompliziert und haben dieselbe Funktion, wie die Spaltöffnungen der Phanerogamenblätter, aber sie sind unechte Spaltöffnungen oder phylogenetisch den Spaltöffnungen der Phanerogamen nicht homolog.

Vergleichen wir nur andere Gattungen von Lebermoosen, wo ebenfalls Spaltöffnungen vorkommen. Bei der Gattung *Riccia* finden wir in dem Thallus auf der Oberseite vertikale Reihen dünnwandiger, chlorophyllreicher Zellen (Fig. 47), zwischen welchen infolge des Auseinandertretens der Zell-

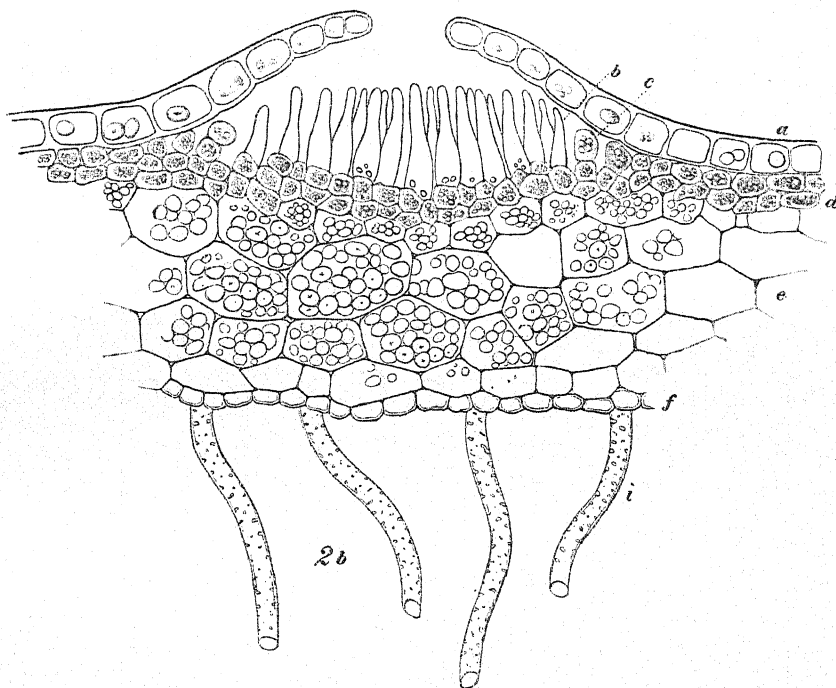


Fig. 49. *Fegatella conica*, 2b) Querschnitt durch den Thallus: a) chlorophyllose Epidermis, b) flaschenförmige hyaline Zellen in der Athmungshöhlung, c, d) chlorophyllreiche Zellen, e) grosse Parenchymzellen mit Stärkekörnern, f) untere Epidermis, i) Rhizoiden; 2c) Epidermis mit Spaltöffnungen. (Nach Velen.)

reihen unregelmässige Höhlungen entstehen, welche auch in die Oberfläche mittels unregelmässiger kleiner Öffnungen münden. Diese Öffnungen sind durch grosse, makroskopisch dem Thallus einen krystallinischen Glanz verleihenden hyalinen Zellen verschlossen.

Auch bei *Ricciocarpus natans* (Fig. 48) finden wir unter der Oberfläche bloss intercellulare, aber grössere Höhlungen, welche ebenfalls mit den kleinen Öffnungen in der Epidermis kommunizieren.

Bei *Grimaldia fragrans* sind es ebenfalls nur unter der Epidermis befindliche Höhlungen, welche in eine, mit einigen von den anderen nur wenig unterschiedenen Zellen bekränzte Öffnung münden.

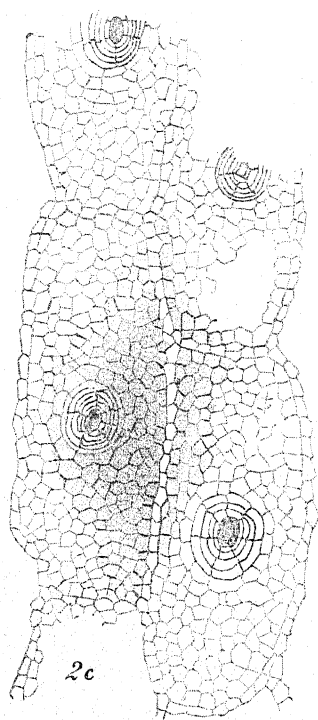


Fig. 50. *Fegatella conica*. Epidermis mit Spaltöffnungen. (Nach Velen.)

Bei *Fegatella conica* und *Marchantia polymorpha* haben wir schliesslich grosse, ziemlich kompliziert eingerichtete Höhlungen. Bei der letztgenannten Art befinden sich in der Höhlung baumartige, für die Assimilation bestimmte Zellen, bei jener (Fig. 49, 50) dicht nebeneinandergestellte, hyaline flaschenförmige Zellen, welche höchst wahrscheinlich optischen Zwecken dienen, denn erst unter ihnen befindet sich eine Schicht von Assimilationszellen. Bei beiden ist die grosse Öffnung von einem ganzen Kranz enger und dichter Zellchen umgeben. Aber auch hier entstand die Öffnung durch Auseinandertreten der Epidermiszellen.

Aus all' dem ersehen wir, dass die Entstehung der Spaltöffnungen in dem Thallus der Lebermoose und ihre Einrichtung von den Spaltöffnungen der Phanerogamen und Sporogonien wesentlich verschieden ist. Bei diesen allen schneidet sich eine Epidermiszelle ab, welche sodann in zwei Teile sich sondert, und durch das Auseinandertreten beider Hälften entstehen dann die sogenannten Schliesszellen in den

Spaltöffnungen. Bemerkenswert ist, dass diese charakteristischen Schliesszellen ohne Ausnahme sich bei allen Gefässkryptogamen und allen Phanerogamen vorfinden — und ebenso auch an den Sporogonien der Laubmoose. Das ist gewiss ein nur zu deutlicher Wink für das Verständnis des phylogenetischen Zusammenhanges dieser Organe.

Die bereits erwähnten Spaltöffnungen mit Schliesszellen sind demnach von den Spaltöffnungen an dem Lebermoosthallus verschieden, wie Frank (Lehrb. I. p. 149) gut bemerkt.

So wie das Stämmchen der Laub- und Lebermoose eine Reihe von zwar nicht homologer, aber den phanerogamen Pflanzen analoger Organe ausbildet, so haben auch die frondosen Lager der Lebermoose eine den Phanerogamen analog gebildete Epidermis und Spaltöffnungen.

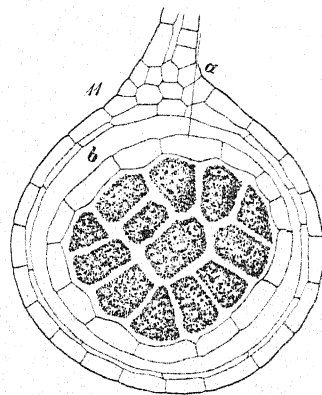


Fig. 51. *Ricciocarpus natans*, Durchschnitt eines jungen Sporogons, a) zweischichtiges Archegonium, b) einschichtige Sporogonwand. (Nach Leitgeb.)

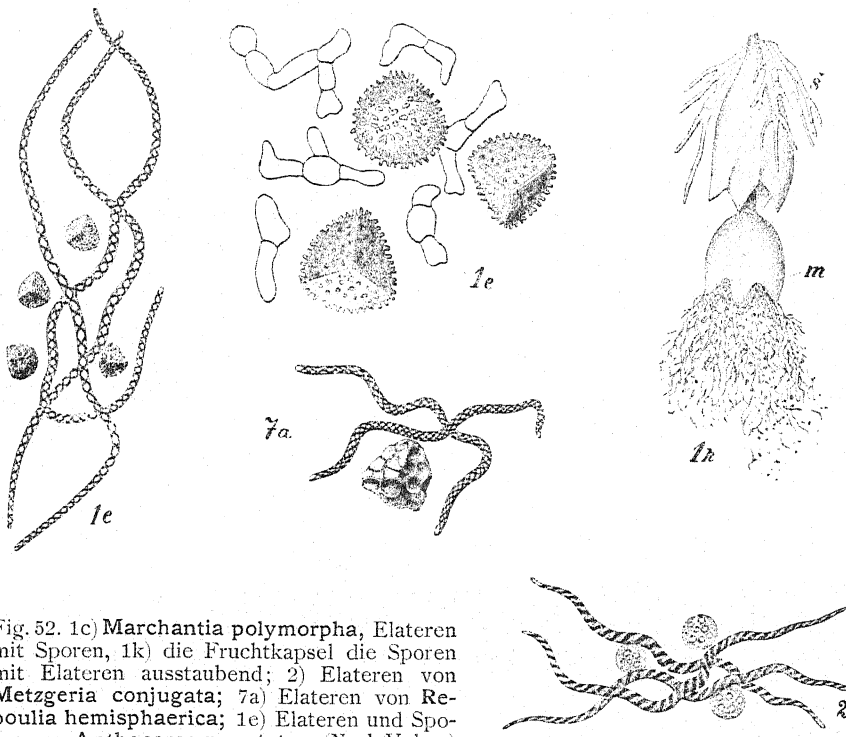


Fig. 52. 1c) *Marchantia polymorpha*, Elateren mit Sporen, 1k) die Fruchtkapsel die Sporen mit Elateren ausstaubend; 2) Elateren von *Metzgeria conjugata*; 7a) Elateren von *Reboulia hemisphaerica*; 1e) Elateren und Sporen von *Anthoceros punctatus*. (Nach Velen.)

Wir haben vorher gesagt, dass *Anthoceros* und *Buxbaumia* die vollkommensten Sporogonien besitzen. Die unvollkommensten Sporogonien haben im Gegensatz hiezu die *Ricciaceen*. Das Sporogonium der Letzteren tritt aus dem Lager nicht einmal hervor, es durchreißt bloß zur Reifezeit oben oder unten das Lager wie ein kugeliges Höckerchen. Es ist kugelig, ohne Fuss, Seta und Calyptra. Sein ganzes Gewebe verwandelt sich in Sporenzellen, nur eine einzige äussere Zellenreihe bleibt steril, indem sie so die Sporogoniumswand bildet (Fig. 51). Von dem ganzen Sporogonium der Laubmoose ist lediglich diese Zellschicht übrig geblieben. Wenn die Sporen reif geworden sind, zerfließt auch diese Sporogoniumswand. Elateren sind keine entwickelt. Der Übergang zu den Thallophyten ist also hier ganz evident. Wenn auch die eben beschriebene Wand verschwinden würde, so hätten wir dieselbe Frucht wie bei *Coleochaete*.

Nicht nur durch das Sporogonium, sondern auch durch andere Merkmale zeigen sich auch die *Ricciaceen* als niedrigst organisierter Typus der Archegoniaten. Der Thallus stellt sich hier als flacher Körper dar, welcher sich bloß dichotomisch teilt, so dass er eine sternförmige Gestalt annimmt. Diese Dichotomie, die einzelligen Rhizoide und das Vorhandensein zarter Schüppchen auf der Unterseite des Lagers bindet sie bloß an die eigentlichen Lebermoose.

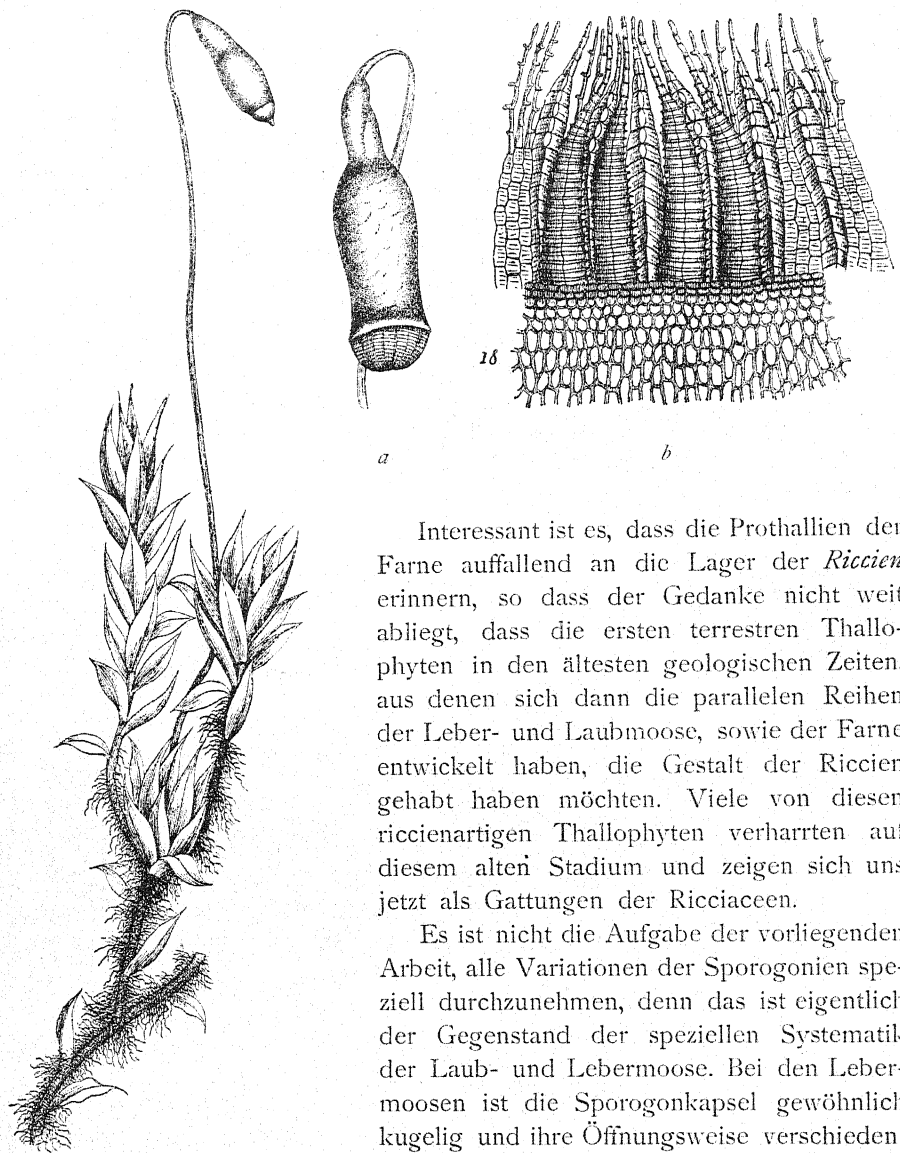


Fig. 53. *Bryum bimum*, Pflanze mit einem Sporogon, a) reife Kapsel, entdeckelt, b) Peristom. (Nach Bruch-Schimper.)

Interessant ist es, dass die Prothallien der Farne auffallend an die Lager der *Riccien* erinnern, so dass der Gedanke nicht weit abliegt, dass die ersten terrestrischen Thallophyten in den ältesten geologischen Zeiten, aus denen sich dann die parallelen Reihen der Leber- und Laubmoose, sowie der Farne entwickelt haben, die Gestalt der *Riccien* gehabt haben möchten. Viele von diesen riccienartigen Thallophyten verharrten auf diesem alten Stadium und zeigen sich uns jetzt als Gattungen der Ricciaceen.

Es ist nicht die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, alle Variationen der Sporogonien speziell durchzunehmen, denn das ist eigentlich der Gegenstand der speziellen Systematik der Laub- und Lebermoose. Bei den Lebermoosen ist die Sporogonkapsel gewöhnlich kugelig und ihre Öffnungsweise verschieden; sie springt häufig derart auf, dass sie in 4 Klappen aufbricht. Die winzigen Sporen werden durch elastische und hygroskopische Schleudern (*Elaternen*) herausgeschleudert.

Diese Schleudern sind einfache, schlangenförmige, an der Innenwand mit Spiralen versehene Zellen (Fig. 52). Nur bei der Gattung *Anthoceros* sind die Elateren unvollkommen und sonach verschieden, wodurch sich diese Gattung wiederum als zumeist abweichender Typus der Lebermoose qualifiziert.

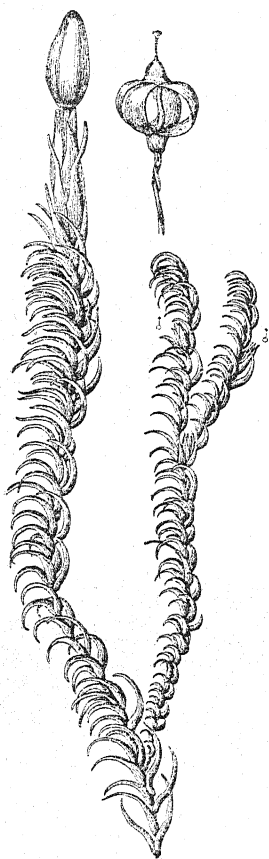


Fig. 53a. *Andreaea falcata*, Pflanze mit einer Kapsel, oben geöffnete reife Kapsel. (Nach Bruch-Schimper.)

Eine bei weitem grössere Mannigfaltigkeit haben die Sporogone der Laubmoose. Dieselben sind gewöhnlich langgestielt (bei der Gattung *Meesea* ist die Seta über 10 cm lang) mit einer unten halsigen, walzenförmigen, kugeligen oder birnförmigen Kapsel. Im Inneren ist die Mittelsäule (columella) entwickelt, um welche sich die Sporenschicht windet, und dahinter befindet sich ein Hohlraum, in welchen die Sporen hineinfallen. Selten wann bleibt die Fruchtkapsel solid, gewöhnlich öffnet sie sich oben durch einen Deckel (Fig. 53). Am Rande der Mündung befindet sich eine oder zwei Reihen von Peristomzähnen, welche stark hygroskopisch empfindlich sind, indem sie sich im Trockenen öffnen und in der Nässe schliessen (um die Sporen in der Kapsel vor dem Eindringen des Wassers zu schützen). Die Peristomzähne entstanden zumeist aus abgerissenen, verdickten Zellwänden, seltener setzen sie sich aus einem ganzen Komplex kleiner Zellen zusammen (Tetraphis, Polytrichum).

Die Kapsel mit dem Deckel ist in der Jugend mit dem abgerissenen oberen Teile des Archegoniums bedeckt, der sich in der Gestalt einer Mütze oder Haube von verschiedener Form zeigt: kappen- oder glockenförmig, glatt oder behaart (Orthotrichum, Polytrichum). Schliesslich fällt sie samt dem Deckel ab.

Die Seta dreht sich zur Zeit, wo die reif gewordenen Sporen herausstäuben sollen, durch den Einfluss des Trockens oder der Feuchte spiralig, wodurch die Kapsel in eine Bewegung gerät und die Sporen herauswirft. Dies ist der Ersatz für den Mangel von Schleudern, welche sich bei den Laubmoosen niemals entwickeln.

Eine abweichend eingerichtete Kapsel hat die Gattung *Andreaea* (Fig. 53a). Diese Kapsel springt zur Reifezeit durch 4 Längsspalten, so dass 4 parallellaufende, unten und oben verbundene Bänder entstehen. Letztere drücken sich, wenn es trocken ist, zusammen, wodurch die Sporen heraustreten; im Regen und

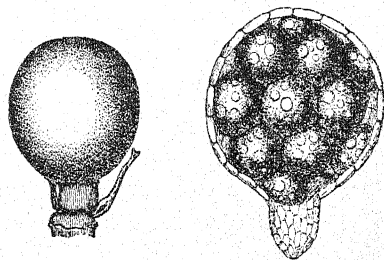


Fig. 54. *Archidium phascoides*, Fruchtkapsel mit wenigen, grossen Sporen. (Nach Bruch-Schimper.)

in der Feuchte dehnen sie sich aus, wodurch die Schliessung der Kapsel bewirkt wird. Es ist dies also eine andere, aber zu demselben Zwecke dienliche Einrichtung, wie das Peristom bei den übrigen Laubmoosen. Das ganze Sporogon der *Andreaea* ist in den stielartig verlängerten Stengelzweig eingefügt, welcher so die Seta nachahmt. Dies kommt auch bei der Gattung *Sphagnum* vor (*Pseudopodium*, Fig. 87).

Eine abenteuerliche Gestalt nimmt die Kapsel bei der Gattung *Splachnum* an, wo die abgeteilte Kapselbasis (die sogenannte Apophyse) sich zu einer aufgeblähten Kugel, zu einem riesigen Schilde oder Kragen vergrößert, auf welchem die verhältnismässig kleine Kapsel sitzt. Die *Splachnaceen* sind unter den Laubmoosen auch dadurch merkwürdig, dass sie, obwohl sie selbständig assimilieren, ihre Nahrung auch noch dem organischen (animalen) Substrat entnehmen. Mit dieser Lebensweise steht wahrscheinlich auch die ungewöhnlich ausgebildete Apophyse im Zusammenhange.

Das unvollkommenste Sporogon haben einige Gattungen aus der Familie der *Phascaceen* (*Archidium*, Fig. 54, *Ephemerum*, Taf. I. Fig. 5, *Phascum*). Hier ist die Seta nicht entwickelt, ebensowenig auch die Säule; häufig sind auch keine Spaltöffnungen vorhanden. In der einschichtigen Kapselwand von *Archidium* befinden sich blos 16—20 grosse Sporen. Diese Sporogone ähneln infolge ihrer Einfachheit tatsächlich — wie bei den *Ricci*en — einer einfachen Frucht und fallen auch als runde, niemals durch einen Deckel sich öffnende Frucht vom Stämmchen weg.

Hiemit haben wir die morphologische Bedeutung des Sporogoniums aller Muscineen durchgenommen; wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit der ersten Generation zu, welche als Thallus oder beblättertes Stämmchen die Antheridien und Archegonien trägt.

a) Lebermoose (*Hepaticae*).

Dass die *Ricciaceen* einen einfach organisierten Thallus besitzen, wurde bereits erwähnt. Die übrigen Lebermoose weisen eine sehr mannigfaltige Thallusentwicklung auf. Wir haben da ein formloses Lager in Laubform (*Marchantia*) — aber auch Lager in Gestalt eines beblätterten Stämmchens. Ausserdem weisen auch die Blättchen am Stämmchen verschiedene Gestaltungen und Gruppierungen auf, so dass wir bei den Lebermoosen den Schlüssel für das Verständnis des beblätterten Laubmoosstämmchens finden. Nicht minder bieten auch verschiedene biologische Erscheinungen ein sehr interessantes Material zu vergleichenden Studien und ist es daher begreiflich, warum gerade die Lebermoose schon seit langem die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen haben. In neuerer Zeit sind in dieser Beziehung die Studien Goebels die bemerkenswertesten.

Gerade bei den Lebermoosen sehen wir, wie der ungegliederte Thallus der Wasseralgen unter dem Einflusse des terrestrischen Lebens

sich in Organe gliedert, welche befähigt sind, in der Luft und auf dem festen Boden zu leben und sich zu erhalten. An den Lebermoosen können wir die Beobachtung machen, wie aus den Thallophyten Phanerogamen entstehen. Dieser Vorgang hat sich in den alten, geologischen Zeiten tatsächlich abgespielt, in Zeiten, wo aus den Urgebirgs- und silurischen Meeren die ersten Inseln und Kontinente emportauchten.

Die einfachste Form laubartiger Lager haben die Gattungen der sog. frondösen Lebermoose (*Hepaticae frondosae*). Von den europäischen nennen wir da z. B. die Gattungen: *Pellia* (Fig. 55), *Aneura*, *Metzgeria*, *Marchantia*, *Fegatella*, *Freissia*, *Reboulia*, *Anthoceros* (Fig. 56) u. s. w.

Diese Lager zeigen durchweg ein dorsiventrales Wachstum infolge ihrer flachen Verbreitung auf dem Substrat. Nur einige *Aneuren* wachsen auch vertikal und verlieren allmählich auch die Differenzierung der Rücken- und Bauchteile. Die Rückenseite ist glatt, zumeist mit deutlich ausgebildeter Epidermis und Spaltöffnungen; die Bauchseite hat nicht immer eine deutlich ausgebildete Epidermis und keine Spaltöffnungen, trägt zahlreiche Rhizoide und zarte Schüppchen. Nur selten fehlen die Rhizoide und dies erfolgt durch den Einfluss der Lebensbedingungen. So hat z. B. bei den *Riccien* die Gattung *Ricciocarpus* Würzelchen an der am Wasserufer wachsenden Form, während die im Wasser lebende Form keine Rhizoide besitzt. Die im Wasser wachsende *Marchantia* verliert die Spaltöffnungen.

Überhaupt ist der Einfluss des Wassers auf die Gestaltung und die anatomische Zusammensetzung des Lebermoosthallus gerade so mächtig, wie bei den Phanerogamen. In dieser Beziehung sind *Riccia fluitans* und *Ricciocarpus natans* bemerkenswert. Die erstgenannte Pflanze bildet am Wasserufer flache, sternförmige Lager (Fig. 57), im Wasser dagegen dünne, lange Gabeln. Auch zwischen dem terrestren und dem im Wasser lebenden *Ricciocarpus* ist gar keine Ähnlichkeit (Fig. 48). Der terrestre bildet flache Lager mit breiten Lappen, im Wasser bekommt er aber die Form eines herzförmigen Körpers, mit roten, bandförmigen Schüppchen auf der Unterseite, welche als Schwimmorgane dienen (umgewandelte Schüppchen der Landform). Mag man die Pflanze auf welche Weise immer in's Wasser

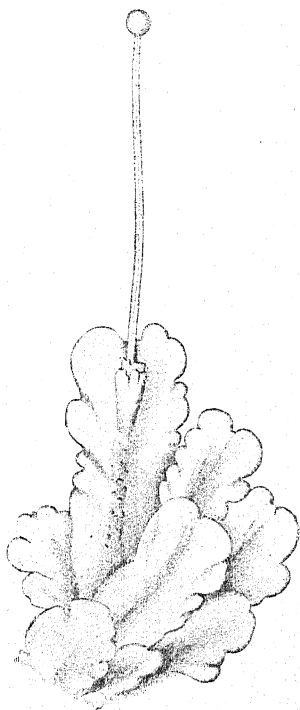


Fig. 55. *Pellia epiphylla*, ganze Pflanze in nat. Gr., fruchtend, in der Mittellinie sitzen die Antheridien. (Nach Velen.)

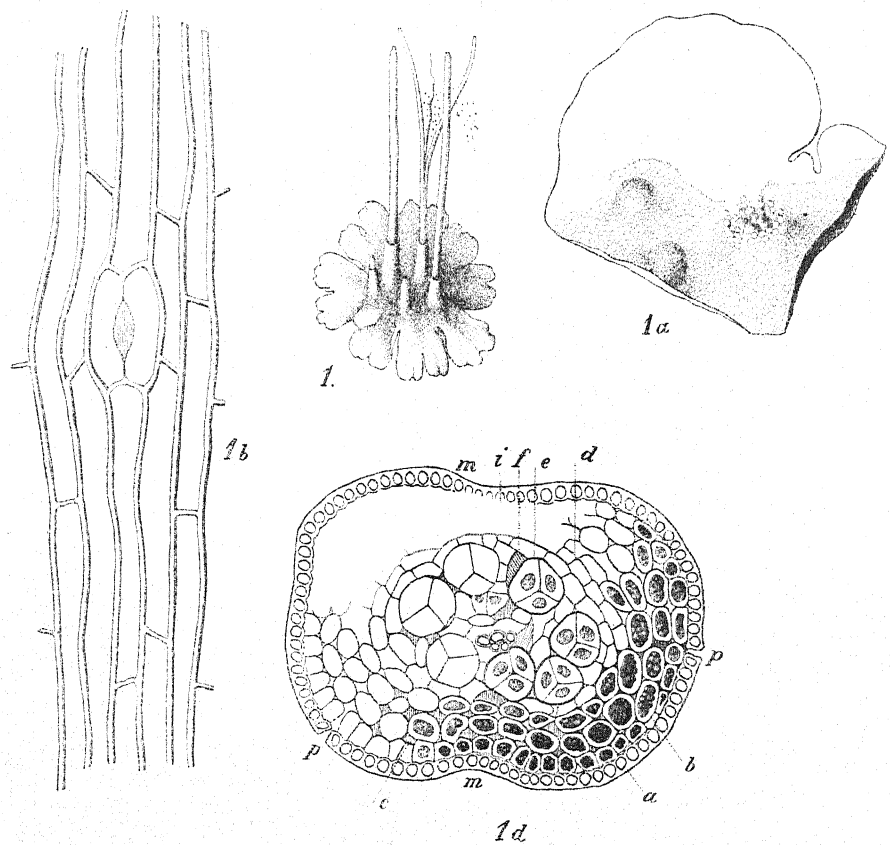


Fig. 56. *Anthoceros punctatus*. 1) Wenig vergr. fruchtende Pflanze, mit einer aufgesprungenen Fruchtkapsel, 1a) Thallus mit 3 Höckern, in denen Antheridien enthalten sind, 1b) Epidermis mit einer Spaltöffnung aus der Kapselwand, 1d) Querschnitt durch die Fruchtkapsel: a) Epidermis, p) Spaltöffnung, b) grosse, dünnwandige chlorophyllreiche Zellen, c) grosse Interzellularräume, d) gestreckte blasse Zellen, welche das sporenbildendes Gewebe umhüllen, e) grosse Zellen, in welchen Sporen tetraëdrisch entstehen, f) Hohlräume, i) Zellen, aus welchen Elateren entstehen, k) Columella, m) hier spaltet die Kapsel. (Nach Velen.)

werfen, so fällt sie mit Hilfe ihrer Schwimmorgane stets mit der Aussen-
seite nach oben, wo sich die Spaltöffnungen befinden. Diese Schwimmorgane
dienen also dazu, dass der Thallus durch den Wellenschlag nicht umgestürzt
werde. In beiden Fällen (bei *Riccia* und *Ricciocarpus*) sind nur die
terrestrischen Formen fruchtend, während die im Wasser lebenden sich
nur vegetativ durch Nachwuchs und Teilung des Thallus vermehren. So
erscheinen sie dann im Wasser in erstaunlicher Menge, wie die Wasserlinse.

Auch das Lager der *Aneura pinguis* verändert je nach dem Substrat
und der Wassermenge seine Gestalt sehr.

Die Terminalzelle, durch welche die Verzweigung erfolgt, hat sowohl
bei den frondosen als auch bei den foliosen Lebermoosen eine verschiedene

Form: die zweischneidige oder 4seitige. Manchmal (wie bei den Riccien) unterscheidet sie sich gar nicht einmal von den benachbarten Zellen. Die Verzweigung der Thalluse erfolgt bei allen Lebermoosen an der Spitze dichotomisch.

Diese Dichotomie nimmt jedoch — namentlich bei den beblätterten Gattungen

— infolge des stärkeren Wachstums des einen Gabelzweiges die scheinbare Gestalt eines Monopodiums an (*Lepidozia*, *Trichocolea* und anderen). Die frondösen Lager halten durchweg die regelmässige, dichotomische Teilung ein (*Marchantia*, *Fegatella*, *Grimaldia*, *Preissia* u. a.). Das Nachwachsen erfolgt in regelmässigen Perioden (wenigstens bei unseren Formen), infolge dessen bemerken wir z. B. bei *Fegatella* den Jahrgängen entsprechend regelmässige Absätze an dem Thallus. So z. B. ist das dargestellte Exemplar (Fig. 58) dreijährig; in *a*, *b*, *c* sehen wir die Glieder dreier auf einander folgender Jahre.

Die frondösen Lager sind mehrschichtig oder in der Mitte mehr-, an den Rändern wenigsschichtig.

Die Antheridien und Archegonien sind bei den frondösen Lebermoosen an den mannigfaltigsten Stellen des Lagers eingefügt. Es gibt ein- und zweihäusige Arten. Eine eigentümliche Erscheinung sind die Fruchtstände bei der Gattung *Marchantia* und deren Verwandten, welche die

Gestalt von gefingerten Scheiben oder Glocken haben, in denen sich dann entweder Sporogonien oder Antheridien befinden. Bei *Marchantia* z. B. (Fig. 59) sind die Sporogonscheiben langgestielt und strahlenförmig gefingert. Dieser Strahlen gibt es stets 9 oder 11 oder 13. Es ist interessant, dass diese Zahlen für die einzelnen Standorte bestimmt zu sein pflegen. Diese weib-

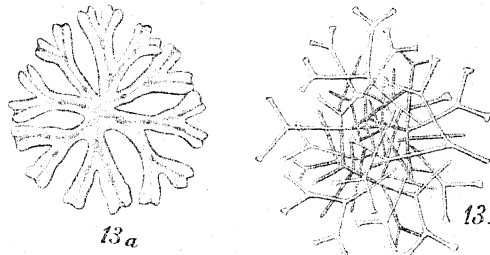


Fig. 57. *Riccia fluitans*, 13) Wasserform, 13a) Strandform. (Nach Velen.)

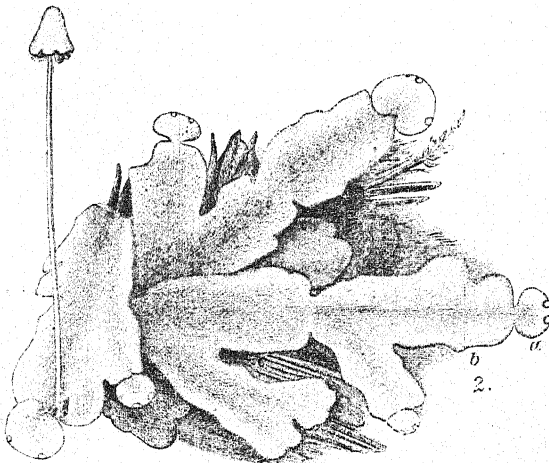


Fig. 58. *Fegatella conica*. Weibliche Pflanze in natürl. Grösse. (Nach Velen.)



Fig. 59. *Marchantia polymorpha*. 1) Weibliche, 1a) männliche Pflanze, mit vegetativen Bechern. (Original.)

lichen Scheiben tragen nun an der Unterseite die Sporogone. Die männlichen sind stumpf gelappt und tragen an der Oberseite die eingesenkten Antheridien. Beide Gebilde treten immer zwischen zwei Lappen des Lagers hervor, da sie selbst die Umwandlung eines Thalluslappens sind. Der Fruchtstandsstiel hat zwei, durch leistenförmige Ränder äusserlich gedeckte und innerlich mit Rhizoiden — gleichsam wie mit Härchen — ausgelegte Kanälchen! Dieselben dienen zur raschen Wasserbeförderung in die Scheibe. Bezüglich der näheren Angaben in dieser Beziehung verweise ich auf mein Werk: »Lebermoose Böhmens«. Schon bei den frondosen Lebermoosen können wir hie und da eine Differenzierung des

Thallus in einen oberen, grünen (oberirdischen) und einen unteren, unterirdischen, nicht grünen, verfolgen. Der erstere fungiert als Stämmchen, der andere als unterirdisches Rhizom. So sehen wir nach Goebel bei *Aneura bogotensis*, wo kein morphologischer Unterschied zwischen dem oberen und unteren Thallusteil vorhanden ist, dass der untere sich schon in ein Rhizom zu verwandeln beginnt. Noch mehr tritt dieser Unterschied bei *Blyttia decipiens* und *Haplomitrium Hookeri* hervor, wo sowohl das Rhizom als auch das oberirdische beblätterte Stämmchen bereits als scharf gesonderte Organe differenziert sind. Bei den foliosen Lebermoosen endlich ist nicht nur das Rhizom, sondern auch der beblätterte Stämmchenteil häufig vorhanden (*Plagiochila* u. a.).

Es ist von Interesse zu beobachten, wie bei den frondosen Lebermoosen im Thallus die Mittelachse oder Rippe und der seitliche, blattförmige Teil sich differenziert. Die Lager der Marchantiaceen, Ricciaceen und vieler anderer Gattungen sind der ganzen Breite nach mehrschichtig, manchmal ist der Mittelnerv oder die Rippe überhaupt von dem übrigen Thallusteil gar nicht gesondert; anderwärts äussert er sich lediglich nur als Streifen, welcher mehr Schichten hat als die Seitenteile. Es gibt dann Gattungen, wo bei einigen Arten die Zellschichten den Rändern zu allmählich abnehmen (*Mörckia norvegica*, *Pellia*), während bei anderen die

Mittelrippe als mehrzellige Achse von den seitlichen, einschichtigen Flügeln scharf gesondert ist (*Mörckia Flotowiana*, *Metzgeria*). Das ist eigentlich der erste Anfang der Differenzierung des Thallus in ein Stämmchen und in Blätter.

Endlich haben wir die bemerkenswerten und interessanten Gattungen der frondosen Lebermoose: *Blasia*, *Fossombronia*, *Symphogyne*, wo der bandförmige Thallus nicht nur in eine Achse und in einschichtige Flügel differenziert ist, sondern auch diese Flügel durch seitliche Einschnitte in zwei Reihen regelmässiger Lappen geteilt sind.

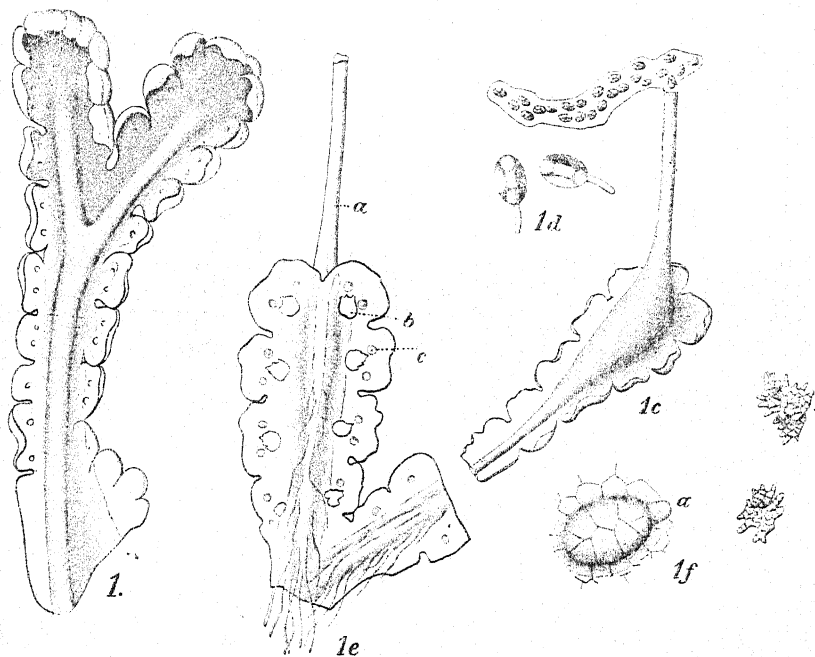


Fig. 60. *Blasia pusilla*. 1) Steriler Thallus, mit gelapptem Rande, 1e) Thallusstück, oben in ein flaschenförmiges Gebilde (a) auslaufend, c) Nostoc-Nester, b) häutige Schüppchen unter jedem Lappen, 1c) aus der flaschenförmigen Thallusverlängerung treten Brutkörper heraus, 1d) Brutkörper, 1f) Nostoc-Nest, a) Schleimhaar, rechts grüne, von der Thallusoberfläche abfallende Schüppchen. (Nach Velen.)

Bei den foliosen Lebermoosen ist durchweg ein scharf differenziertes Stämmchen mit Seitenblättchen vorhanden, welche abwechselnd in zwei bis drei Reihen auf dem Stämmchen sitzen. Am häufigsten pflegen zwei Reihen oberer, grösserer und eine Reihe kleinerer, unterer, an das Substrat angedrückter Blättchen entwickelt zu sein, welche letztere sich zumeist durch ihre Form von den oberen unterscheiden. Seltener kommen zwei Reihen gleichgeformter Blättchen vor, wo dann die untere, dritte Reihe gänzlich fehlt (*Radula*, *Plagiochila* u. a.).

Drei ungleiche Reihen von Blättchen entwickeln sich regelmässig dann, wenn das Stämmchen mehr oder weniger schief oder wagrecht ist.

Dort, wo sie aufrecht stehen, sind die Blättchen in drei Reihen nach Form und Grösse gleich (*Jungermannia setiformis*, *J. julacea*, *Calobryum*, *Haplomitrium*). Bei *Calypogeia Trichomanis* sind die unteren Blättchen kleiner, aber auf aufrechten, die Brutkörperchen tragenden Stämmchen, in drei Reihen gestellt und gleich gross. *Haplomitrium* besitzt nach Schiffner gar spiralartig geordnete Blätter. Auch bei aufrechten, aber zweireihig beblätterten Stämmchen (*Sarcoscyphus*, *Scapania*) sind die Blättchen in beiden Reihen gleich entwickelt. Ja bei der Gattung *Scapania*, wo das Blatt in zwei Lappen geteilt ist, welche zwei Reihen grösserer und zwei Reihen kleinerer Blättchen nachahmen, sind diese Lappen ungleich gross, wenn das Stämmchen wagrecht wächst, aber gleich gross, wenn das Stämmchen aufrecht steht. Wir sehen also, dass diese Dorsiventralität, wie bei den Phanerogamen, durch den Einfluss des Geotropismus bewirkt wird.

Nachdem wir nun wissen, wie das beblätterte Stämmchen der Lebermoose entstanden ist, und erfahren haben, dass nur infolge des Geotropismus die dritte Blättchenreihe an dem Stämmchen verkümmert, müssen wir noch einem wichtigen Umstande unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Die unteren Blättchen der dritten Reihe werden von den bryologischen Monographen (Schiffner u. a.) mit dem Namen Amphigastrien bezeichnet. Auf den laubartigen Lagern der Gattungen *Marchantia*, *Reboulia* u. a. befinden sich kleine zarte Schüppchen, welche abseits von der Hauptrippe stehen und eine oder mehrere Reihen bilden. Diese Schüppchen finden wir auch unter dem Thallus der Gattung *Blasia* (Fig. 60) und zwar seitwärts der Rippe unter jedem Blattlappen. Diese Schüppchen nennt Schiffner (Englers Pflanzenfamilien) ebenfalls Amphigastrien. Bei den foliosen Jungermanniaceen sind die unteren Blättchen nur verkümmerte Blättchen der dritten Reihe, demnach den übrigen Blättchen gleich und sitzen dieselben auch immer auf dem Stämmchen oder auf der Rippe. Bei den Marchantien sind es aber nur Trichomauswüchse auf dem Thallus und sitzen sie neben der Rippe und zwar in verschiedenen Reihen! Bei der Gattung *Blasia* schliesslich, wo wir sehen, wie sich die Blättchen allmählich aus dem Lager ausschneiden, sind diese Schüppchen unter den Blattlappen gestellt. Hier würde also ein Blatt unter dem anderen sitzen, wenn sie einander morphologisch gleichwertig sein sollten. Ausserdem entstehen die Unterblätter der Jungermanniaceen nach Goebel und Leitgeb durch Segmentation der dreiseitigen Scheitelzelle, wobei die, das Unterblatt segmentierende Seite kleiner ist als die zwei übrigen, wenn die Unterblätter kleiner als die anderen sind. Die Schüppchen der *Blasia* und *Marchantia* entstehen aber als Auswüchse auf der Oberfläche des fertigen Thallus.

Aus all' diesen Umständen geht klar hervor, dass der morphologische Wert der Unterblätter der Jungermanniaceen, dann der Schüppchen der Marchantiaceen, sowie aller frondosen

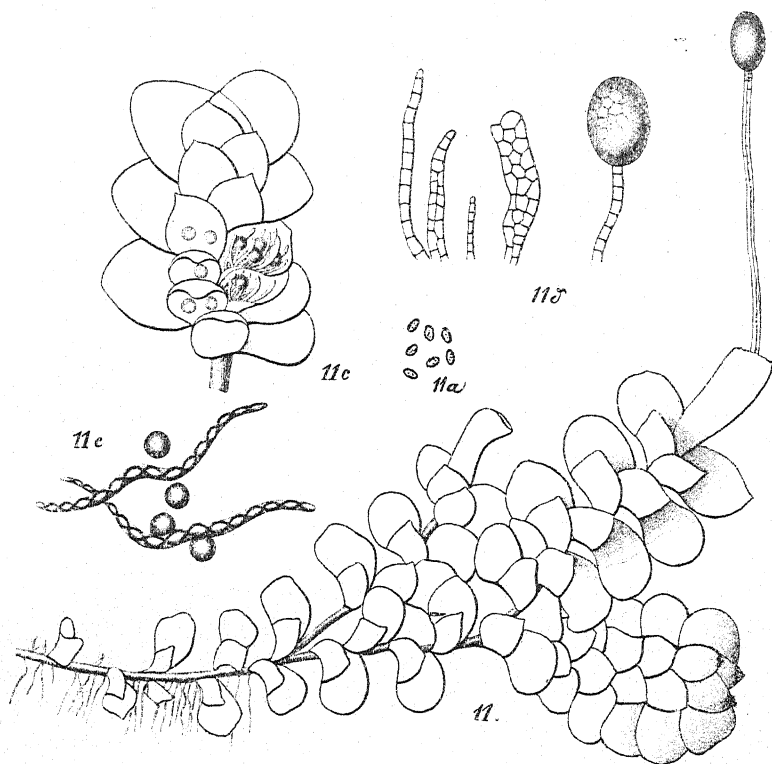


Fig. 61. *Scapania nemorosa*, 11) Habitusbild, wenig vergr., 11a) Brutkörperchen, 11c) Ästchen mit Antheridien, 11d) Antheridium und Paraphysen, 11e) Elateren und Sporen. (Nach Velen.)

Lebermoose sehr verschieden ist und dass sie mit dem gemeinschaftlichen Namen »Amphigastrien« nicht bezeichnet werden können. Deshalb haben wir für die foliosen Lebermoose die Bezeichnung »Unterblätter« und für die frondosen Lebermoose die Bezeichnung »Schüppchen« eingeführt.

Übrigens sind auch Fälle bekannt, wo die Schüppchen bei den frondosen Lebermoosen allmählich in Haare übergehen, wodurch ihr Wert am besten charakterisiert erscheint. *)

Dieselbe morphologische Bedeutung haben auch die Schüppchen auf der Oberseite des bandförmigen Lagers der Gattungen *Mörckia* und *Elyttia*. Dieselben sitzen zwar in zwei Reihen auf der Rippe, sie haben

*) Es ist erstaunlich, dass Goebel, obzwar er die Entstehung der Blätter bei den foliosen Lebermoosen gut beschrieben und auch die Wesenheit der Unterblätter derselben begriffen hat, dennoch (Organographie II., 261) sagt, dass man die Schüppchen der frondosen Lebermoose als Blätter, ein andermal dieselben als schuppenartige Auswüchse ansehen kann. Eine solche Auslegung ist Confusion, aber keineswegs eine Morphologie.

jedoch dieselbe Bedeutung, wie bei der Gattung *Metzgeria*, wo ähnliche Schüppchen die Antheridien und Archegonien auf der Unterseite der Rippe umhüllen. Bei allen diesen drei Gattungen haben die erwähnten Trichomschüppchen die Funktion von Hüllen der Geschlechtsorgane. Über ihre Bedeutung bei den Marchantiaceen werden wir weiter unten sprechen.

Die Blattform der foliosen Lebermoose ist sehr mannigfaltig und trägt nicht selten zu sehr zierlicher Gestaltung der ganzen Pflanze bei. Oft ist sie ganzrandig, eiförmig oder elliptisch etc. (*Calypogeia*, *Plagiochila*, *Jungermannia lanceolata*, *J. pumila* u. s. w.). Sehr oft sind die Blätter durch einen Winkel in zwei Zipfel ausgeschnitten (*Lophocolea*, *Cephalozia*, *Jungermannia ventricosa*) oder auch in mehrere Zipfel geteilt (*Lepidozia*). Bei den Gattungen *Ptilidium* und *Trichocolea* sind die Blätter in lange, haarförmige Abschnitte zerschlitzt, so dass die Pflanze makroskopisch wie mit einem Filz überzogen erscheint. Bei der letztgenannten Gattung bilden sich am Stämmchen sogar ausser den Blättern auch noch haarige Auswüchse (hier Paraphyllien genannt), welche den Hüllfilz noch dichter machen. Dieser Filz dient wie ein Schwamm zum Aufsaugen des Wassers, weshalb die *Trichocolea* auch keine Rhizoide besitzt.

Bei den Lebermoosen ist ausserdem die Blattform der Gattung *Scapania* (Fig. 61) verbreitet, eine Form, wo sich das Blatt in zwei Lappen teilt, von denen der eine sich auf die obere und der andere auf die untere Stammseite stellt, so dass das Stämmchen vierreihig beblättert aussieht. Bei den Gattungen *Scapania* und *Diplophyllum* fällt der grössere Lappen herunter, der kleinere auf die Oberseite des Stämmchens; bei der Gattung *Radula* ist dies umgekehrt. Bei der Gattung *Madotheca* ist der Unterlappen von dem Oberlappen bis zur Basis abgeteilt. Eine bemerkenswerte Form hat dieser Lappen bei der Gattung *Frullania* (siehe Fig. 62). Hier hat sich derselbe in ein kappenförmig hohles Gebilde umgeändert, welches frei auf einem kurzen Stielchen auf der Stammunterseite neben einem grossen, runden Blatte sitzt. Dieses sonderbare Gebilde dient zum längeren Festhalten des Wassers (die *Frullania* ist eine xerophile Pflanze). In den kappenförmigen Höhlungen halten sich gern Algen, ja auch kleinere Tiere auf. Zwischen der Kappe und dem Blatte kann man noch ein kleines Blättchen bemerken (Fig. 62b), ein stipuläres Gebilde (*stylus auriculae*), welches ebenfalls als Abschnitt zu dem grossen Blatte gehört.

Auch die Blätter der Gattung *Colurolejeunia* sind an der Spitze in einen helmförmigen Schlauch verwandelt und in deren Mündung sogar mit einer eigenartigen Klappe versehen, so dass Tiere, welche in die Höhlung eindringen, nicht mehr herausgelangen können. Es wurde deshalb auch die Vermutung ausgesprochen, dass es sich da um Tierfallen handle und dass die betreffenden Lebermoose auf dieselbe Art wie die Sarracenien zu den fleischfressenden Pflanzen angehören.

Auch die Heterophyllie kann man bei den Lebermoosen verfolgen. Ein Beispiel bietet in dieser Beziehung die in den Wäldern ge-

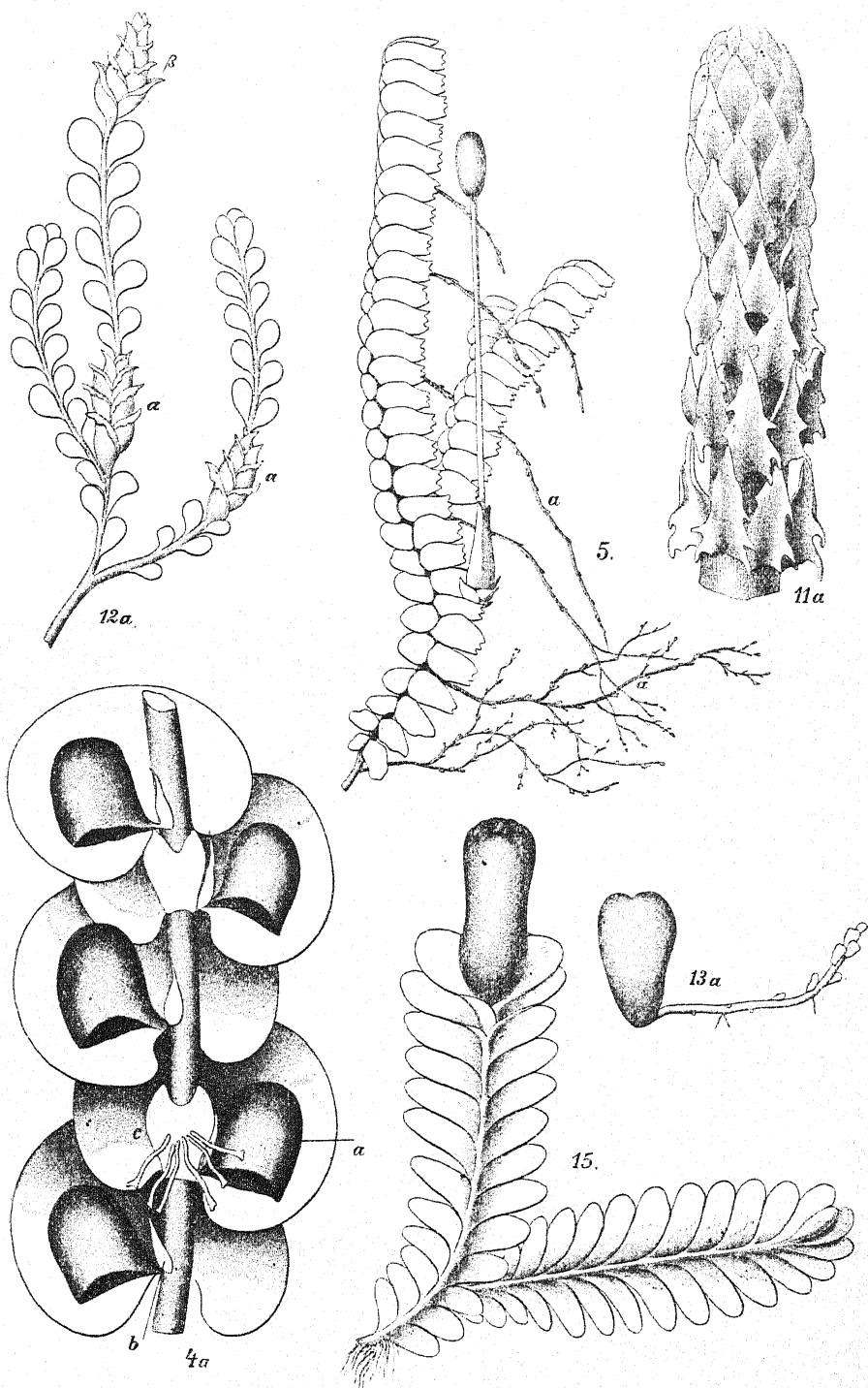


Fig. 62. Beispiele der Lebermoose: 5) *Mastigobryum trilobatum*, a) kleinblättrige Ausläufer; 4a) *Frullania dilatata*, a) kappenförmige Blattlappen, c) Unterblatt, b) Stylus auriculae; 11a) *Jungermannia setiformis*, vergr. Ästchen; 12a) *Plagiochila asplenoides*, männliche Pflanze, α) vorjährige, β) diesjährige Blüte; 13a) *Jung. inflata*, keimender Kelch; 15) *Jung. lanceolata*, wenig vergr. (Nach Velen.)

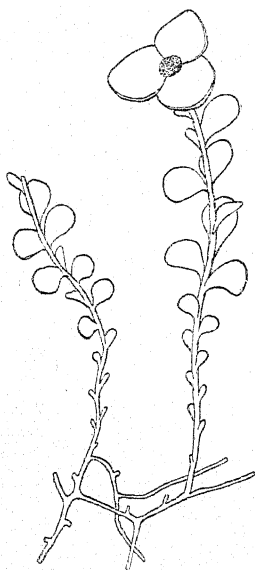


Fig. 63. *Calobryum Blumii*, weibliche Pflanze. (Nach Goebel.)

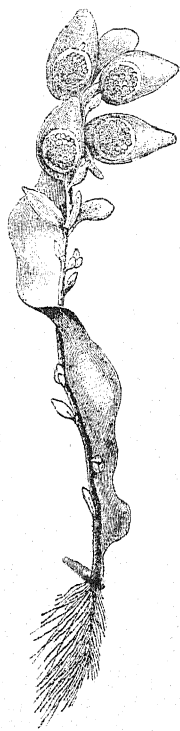


Fig. 64. *Riella gallica*, schwach vergr. (Nach Trabut.)

meine *Lophocolea heterophylla*, welche fast ganzrandige, rundliche, aber auf den kriechenden Ausläufern in zwei Zähne ausgerandete Blätter besitzt. Eine bedeutende Differenzierung der Stämmchenblätter erfährt auch die exotische Art *Calobryum Blumii* (Fig. 63) mit eiförmigen, quer inserierten Blättchen in 3 Reihen, die Antheridien und Archegonien sind am Stammende von grossen Blättern umhüllt, so dass dann hier eine ganze Blüte auf die Weise, wie bei den Laubmoosen (*Polytrichum*) entsteht.

Die Blätter sind am Stämmchen meistens schief angeheftet, was bereits aus der dorsiventralen Lage des Stämmchens auf dem Substrat hervorgeht. Nur an den vertikalen Stämmchen sind

sie hie und da quer eingefügt. Die Unterblätter sind stets quer inseriert, weil sie die dritte Reihe an der Stammunterseite zwischen beiden Reihen der übrigen Blätter bilden. Wenn sie sich decken, so erfolgt dies bei einigen Gattungen durch Deckung der Ränder von oben nach unten oder umgekehrt.

Eigentümliche und sonderbare Blätter hat das im Wasser lebende Lebermoos *Riella* (Fig. 64). Hier fliessen die Blätter so einander, dass sie eine laubartige Leiste bilden, welche sich spiralig um das Stämmchen windet. Am Rande der Leiste sitzen kleine Blättchen. Goebel, Schiffner und Trabut geben zwar Erläuterungen über diesen Gegenstand, aber es ist mir aus denselben denn doch nicht klar, welche morphologische Bedeutung diese Leiste hat. Die Pflanze selbst im lebenden Zustande zu untersuchen hatte ich leider nicht die Gelegenheit; es scheint mir aber, dass es sich hier nur um einen bandförmigen Thallus, wie bei anderen Lebermoosen handelt, nur mit dem Unterschiede, dass er spiralig gedreht ist; die kleinen Blättchen sind dann wieder nur Trichomauswüchse.

Die Blätter der frondosen Lebermoose sind durchweg einschichtig. Spaltöffnungen, Epidermis und andere Gewebe findet man nicht vor. Die Assimilation, Atmung und Verdunstung erfolgt hier offenbar mit der

ganzen Blattoberfläche. Bei den Marchantiaceen und Ricciaceen haben sich Atmungsorgane deshalb gebildet, weil deren Thallus dick, aus mehreren Zellschichten gebildet ist.

Bei der Gattung *Diplophyllum* allein zieht sich durch die Mitte des Blattlappens ein Streifen verlängerten Gewebes, so dass ein Mittelnerv entsteht, wodurch diese Gattung an die Blätter der Laubmoose erinnert.

Ein wichtiges und bei allen Lebermoosen verbreitetes Gebilde ist der sogenannte Kelch (calyx, perianthium, colesula). Er hat meistens eine becherförmige, schlauchartige, kugelige, walzenförmige Gestalt von gewöhnlich zarthäutiger Consistenz. Seine Mündung ist entweder ganz abgestutzt oder wimperig. Seine biologische Aufgabe ist die Umhüllung und der Schutz des jungen Sporogons. Er findet sich schon bei den frondosen Lebermoosen vor, so in Gestalt einer Tasche bei der Gattung *Fellia*, in Gestalt eines Kragens bei der Gattung *Fossombronina*. Vollkommen ist er ausgebildet bei der Gattung *Marchantia* (Fig. 52). Bei den foliosen Lebermoosen dient er als hauptsächlichster systematischer Leitfaden.

Über die morphologische Bedeutung dieses Kelches sind die Angaben der Bryologen verworren. So sagt Schiffner (in Englers Pflanzenfamilien S. 23, 45, 69), dass bei den Marchantiaceen und frondosen Lebermoosen der Kelch bloß ein Auswuchs unter dem Sporogon, bei den foliosen Lebermoosen dagegen ein Zusammenfluss von drei Stengelblättern ist, weil dies von Leitgeb auf Grund der Entwicklung bewiesen worden sei. Wenn wir die Kelche der *Marchantien*, der frondosen und foliosen Lebermoose vergleichen, so finden wir, dass sie sich in jeder Beziehung ähnlich, ja gleich sind. Ich kann daher nicht begreifen, warum sie bei den foliosen Lebermoosen etwas anderes bedeuten sollten, als bei den frondosen. Die Entwicklungsgeschichte kann uns hier überhaupt nichts beweisen.

Nur der Umstand würde für die Erklärung Leitgebs sprechen, dass bei einigen Lebermoosen (*Cephalozia*) der Kelch scharf dreikantig ist. Allein neben diesen Kelchen kommen sofort auch solche vor, welche sechskantig und bei einigen Gattungen vollkommen rund erscheinen.

Ja, die sogenannte Blatthülle (involucrum, perichaetium) setzt sich bei den foliosen Lebermoosen tatsächlich aus veränderten Stengelblättern zusammen. Bei der Gattung *Pellia* (Fig. 55) sehen wir deutlich, dass der Kelch ein Auswuchs aus dem Thallus unter dem Sporogon ist. Die Vegetationsbecher der Gattung *Marchantia* welche die Brutknospen enthalten, sind im Wesentlichen von gleicher morphologischer Bedeutung. Wenn bei den foliosen Lebermoosen der Kelch drei verwachsenen Blättern entsprechen würde, müssten wir wenigstens bei irgend einer Gattung einen solchen Fall erwarten, wo es ersichtlich wäre, wie der Kelch in 3 Blätter übergeht. Aber ein solcher normaler oder abnormaler Fall ist nicht bekannt.

Eine andere Bedeutung hat allerdings die röhrenförmige Hülle um die Basis des Sporogons bei den Gattungen *Metzgeria* und *Aneura* (Fig. 65). Hier vereinigt sich die Haube (calyptra) mit der fleischigen und überwallten

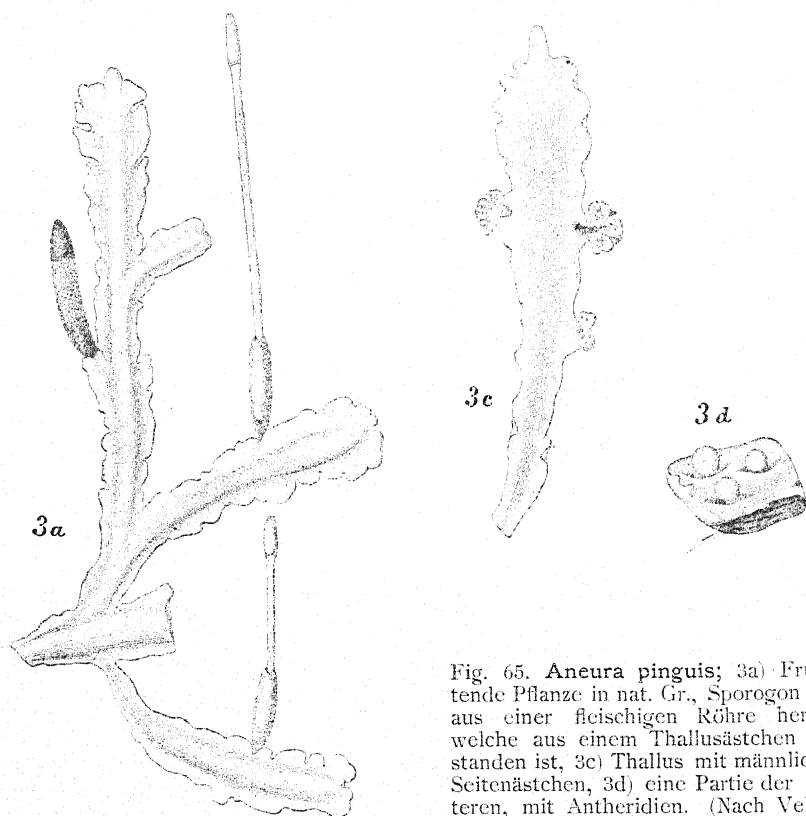


Fig. 65. *Aneura pinguis*; 3a) Fruchtende Pflanze in nat. Gr., Sporogon tritt aus einer fleischigen Röhre hervor, welche aus einem Thallusästchen entstanden ist, 3c) Thallus mit männlichen Seitenästchen, 3d) eine Partie der letzteren, mit Antheridien. (Nach Velen.)

Basis des Thallus, weshalb sie an der Oberfläche ebenso behaart ist, wie der Thallus rings um das Röhrchen. Bei *Aneura* ist es eigentlich die Umbildung des mittleren Lappens, welche in der Regel in dem Ausschnitte zweier Lappen erscheint, infolge dessen entsteht das Sporogon tatsächlich stets zwischen zwei solchen Lappen.

Bei der Gattung *Alicularia* (Fig. 66) verwächst der Kelch mit den Involucralblättern zu einem fleischigen Becher, aus dessen Boden das Sporogon aufwächst. So wenigstens legen die Bryologen den Becher der *Alicularia* aus. Uns jedoch scheint folgende Erklärung die natürlichere: Der Becher der *Alicularia* ist ein durch Wucherung vergrößerter und hoch emporgewachsener Achsenteil, welchem die Blätter und der Kelch aufsitzen. Ein solches Überwallen der Archegonien und Antheridien ist unter den Lebermoosen überhaupt vorkommend. Bei der Gattung *Blasia* z. B. haben wir denselben Fall.

Eigentümliche knollenartige Receptacula bilden unter dem Sporogon die Gattungen *Trichocolea* und *Calypogeia*. Es sind dies länglichen Knöllchen ähnliche Gebilde; bei der erstgenannten Gattung sind sie auch wie die Knollen in die Erde versenkt. Sie sind fleischig, äusserlich behaart

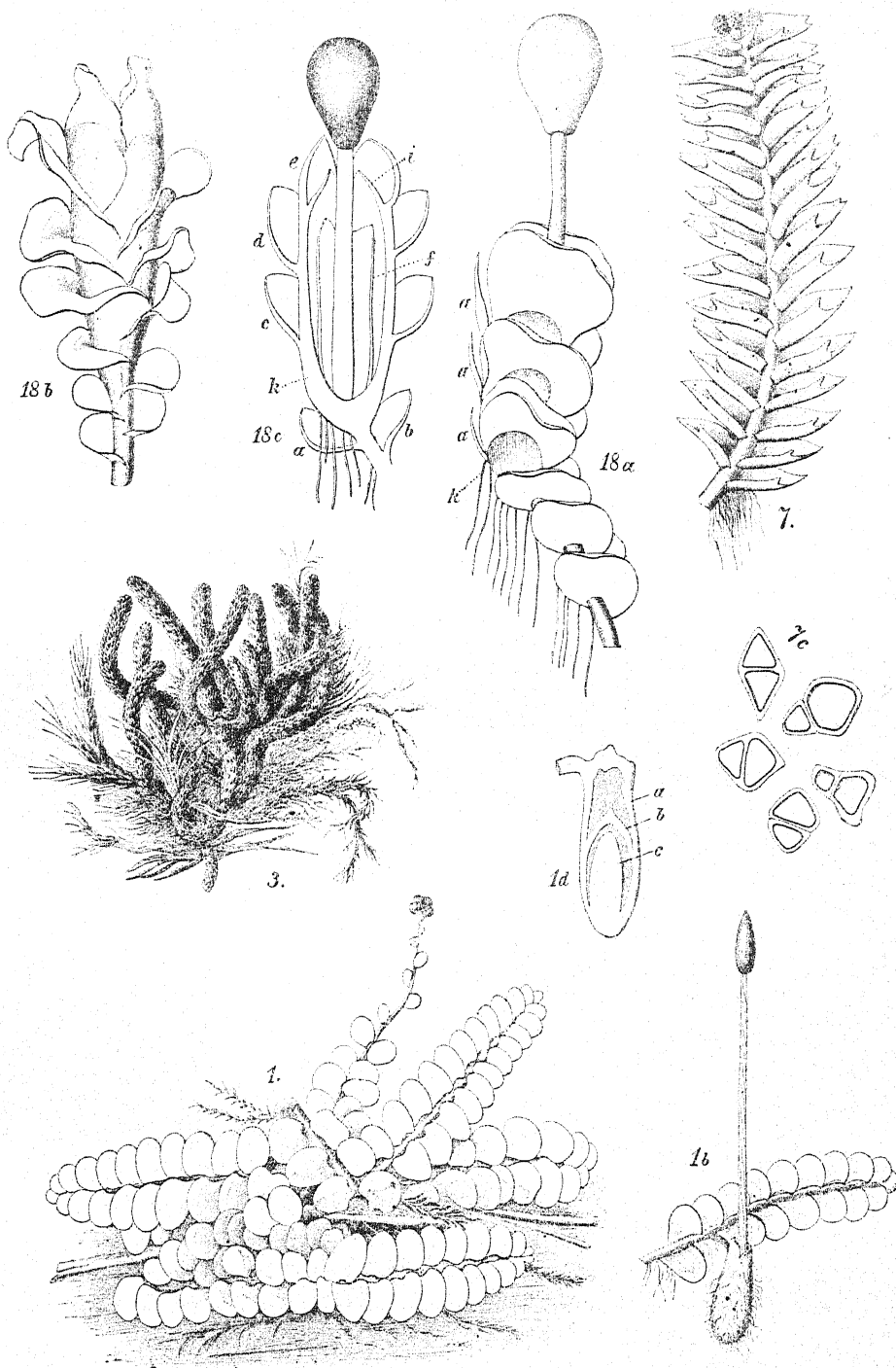
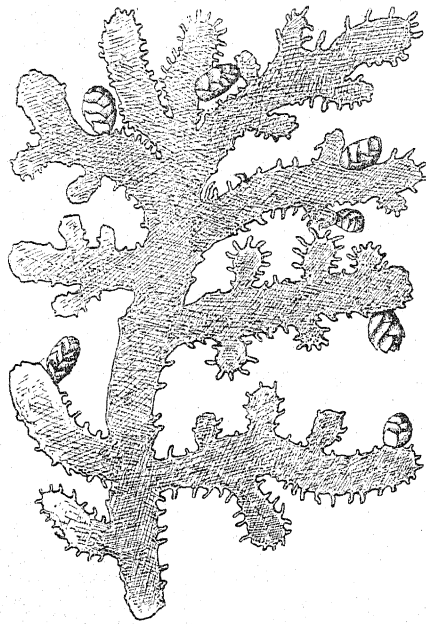


Fig. 66. Beispiele der Lebermoose: 1) *Calypogeia Trichomanis*, sterile Pflanze mit Brutkörpern, 1b) Fruchtweig, 1d) Durchschnitt durch das flaschenförm. Fruchtgebilde, b) Calyptra, c) junges Sporogon; 3) *Jungermann. setiformis*, wenig. vergr.; 7) *J. exsectaeformis*, sterile Pflanze mit Zellkörpern, 7c) diese vergr.; 18a) *Alicularia scalaris*, a) Unterblätter, k) fleischiger Becher, 18b) ein Becher, vergr., 18c) derselbe im Durchschnitt, a, b, c, d, e) Blätter, i) Kelch, f) Calyptra. (Nach Velen.)



Figur 67. *Lejeunia Metzgeriopsis*. Thallus-artiges Lebermoos mit beblätterten Geschlechts-ährchen. (Nach Goebel.)

und bei *Calypogeia* (Fig. 66) in der Jugend am Ende Hüllblättchen tragend. Es ist dies gleichfalls eine aufgedunsene Achse, welche die Archegonien trägt, die dann in der Höhlung des sie umwachsenden Receptaculums Platz nehmen.

Sehr sonderbare Lebermoose sind die tropischen Gattungen *Metzgeriopsis* (Fig. 67) und *Protocephalozia* (Fig. 68). Beide gehören zu den foliosen Lebermoosen, aber Blätter entwickeln sie blos auf den männlichen und weiblichen Kurztrieben, welche also eher die Gestalt von Blattknospen annehmen, die bei der erstgenannten Gattung am Rande des flachen, blattartigen, unregelmässig geteilten und am Rande gewimperten Protonemas, bei der anderen auf dem wie bei den Laubmoosen nur aus einfach gegliederten Fäden

zusammengesetzten Protonema sitzen. Die *Protocephalozia* erinnert deshalb lebhaft an das Laubmoos *Ephemerum*. Beide genannten Lebermoosgattungen entwickeln demnach, wie die Laubmoose ein Protonema, wodurch sie sich von allen anderen Lebermoosen unterscheiden. Dieses Protonema ist in gewisser Beziehung eine Erinnerung an die Zellkryptogamen, insbesondere an die Algen. Als einen flachen Thallus der frondosen Lebermoose kann man es nicht ansehen, weil einem solchen Thallus die beblätterten Zweige entsprechen, welche hier auf dem Protonema sitzen und die Geschlechtsorgane tragen.

Die Verzweigung der Lebermoose erfolgt, wie schon oben bemerkt worden ist, streng dichotomisch. Besonders tritt diese Dichotomie bei den frondosen Gattungen hervor. Bei den foliosen Lebermoosen ist im Wesentlichen überall auch die Dichotomie entwickelt, wie dies auch von Leitgeb zugegeben wird; aber es gibt eine ganze Reihe von Gattungen, wo infolge des ungleichen Wachstums der beiden Gabeläste ein scheinbares Monopodium entsteht. Solche Gattungen sind z. B. *Lepidozia*, *Trichocolea*, *Lepidolaena*, *Bryoapteris*, *Lepicolea* u. a.

Neben der dichotomischen Verzweigung kommt bei den Lebermoosen auch die seitliche Verzweigung vor. Über diese Verzweigung sind die Angaben der Bryologen ebenfalls nicht einig. Leitgeb weiss auf Grundlage der anatomischen Entwicklung allerdings nichts von der axil-

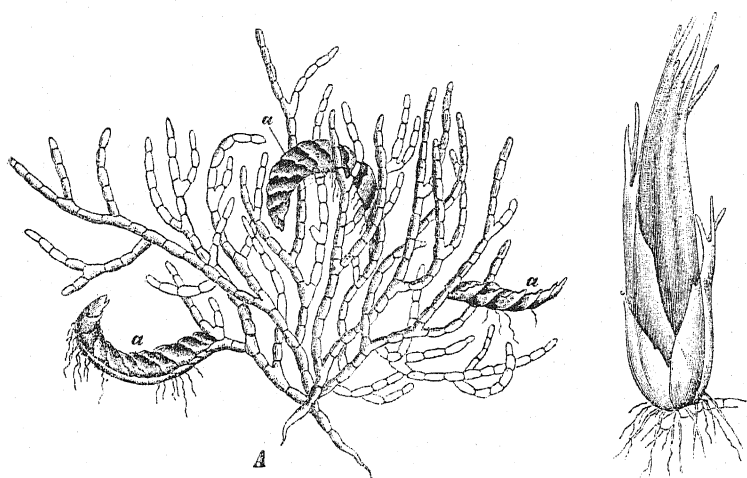


Fig. 68. *Protocephalozia ephemeroides* Spr. Männliche Pflanze, a) beblätterte männl. Sprosse, b) weibliche Pflanze. (Nach Spruce.)

lären Orientation, aber seine entwicklungsgeschichtlichen Erörterungen können wir als für die Morphologie bedeutungslos gänzlich bei Seite lassen. Schiffner (l. c.) sagt an einem Orte, dass bei den Lebermoosen die Verzweigung aus der Achsel nirgends vorkommt (S. 66), an einer anderen Stelle (S. 67) aber bemerkt er wieder, dass bei einigen Gattungen (*Bazzania* = *Mastigobryum*) Seitenzweige in streng akropetaler Ordnung nur an den Bauchsegmenten entstehen. Und hier fügt er noch die Bemerkung hinzu, dass solche Seitenzweige hier immer regelmässig aus den Achseln der unteren Blätter herauswachsen!

Wir können mit vollster Bestimmtheit konstatieren, dass bei einer ganzen Reihe von Gattungen Seitenzweige immer regelmässig in den Achseln der Unterblätter sich entwickeln. Die flagellenartigen Ausläufer der Gattung *Mastigobryum* kommen durchwegs aus den Achseln der Unterblätter hervor. Die männlichen und weiblichen Ährchen der Gattung *Lepidozia* bilden sich ebenfalls in der Achsel der Unterblätter. Und auch aus den Achseln dieser Blätter können sterile Zweige aufspriessen. Die weiblichen Blüten der Gattung *Geocalyx* wachsen aus den Achseln der unteren Blätter heraus. Das Gleiche ist der Fall bei den männlichen und weiblichen Blüten der Gattung *Calypogeia*. Hier entspringen ebenfalls die sterilen Zweige aus den Achseln der Unterblätter. In den Achseln der Unterblätter von *Harpanthus Flotowianus* kommen regelmässig Knospen vor, welche zu neuen Zweigen aufwachsen können, oder sie fallen ab und keimen dann zu neuen Pflänzchen auf*). Die *Scapanien* verzweigen sich

*) Limpricht (Fl. v. Schles. p. 307) hat in dieser Beziehung unrichtige Angaben. (Siehe mein Werk: »Lebermoose Böhmens« II. p. 7).

entweder am Ende der Zweige, gewöhnlich unter dem Kelche, oder an dem unteren Teile des Stämmchens, immer aus den Blattachseln. Das sind nur einige wenige Beispiele an unseren heimischen Lebermoosen. An exotischem Material würde man gewiss noch weitere Belege auffinden.

Die Seitenzweige und Seitenknospen der foliosen Lebermoose fasst Schiffner bald als normale, bald als adventive auf. Wann aber die eine oder die andere von diesen Kategorieen Platz greifen soll, geht aus seinen Erörterungen nicht mit Klarheit hervor. Eigentümlich ist es, dass nach Schiffner die erwähnten Seitenzweige endogen entstehen. Dieser Umstand kann aber keineswegs für ihre Adventivität sprechen, weil auch normale, fruchtende Zweige auf dieselbe Weise entstehen (*Lophocolea*). Wenn es überhaupt zulässig wäre, bei den Lebermoosen von Adventivknospen zu sprechen, so könnten wir als solche Knospen nur jene bezeichnen, welche nach Leitgeb und Schiffner an beliebigen Stellen der Blätter einiger Arten der Gattungen *Lophocolea* und *Plagiochila* entstehen.

Aus dem Gesagten ist es nun klar, dass bei den Lebermoosen neben der dichotomischen auch eine regelmässige (normale) Seitenverzweigung aus den Blattachseln stattfindet. Diese Erscheinung ist aber bedeutsam, denn wir wissen, dass bei den Phanerogamen und Laubmoosen blos die axilläre und monopodiale Verzweigung, während bei den Gefässkryptogamen ausschliesslich die Dichotomie vorhanden ist. Daraus kann der Schluss gezogen werden, dass die Lebermoose ein Pflanzentypus sind, bei welchem die Verzweigungsart noch nicht constant geworden ist. Und so wie wir bei den Gattungen *Metzgeriopsis* und *Protocephalozia* eine Reminiscenz an das Protonema der Laubmoose gesehen haben, ebenso erblicken wir in den Achselzweigen Erinnerungen an das Laubmoosstämmchen. Beides, sowie die Abwechslung der frondosen und foliosen Lager bei gleich vollkommen entwickeltem Sporogon bestätigt uns neuerdings das bereits so vielmals bei den Algen konstatierte Faktum, dass im Reiche der niedrigeren Kryptogamen überall eine morphologische Unstabilität zu erblicken ist, was dem Begriffe der phylogenetischen Entwicklung des Pflanzenreiches im Allgemeinen entspricht.

In jedem Falle sind wir jedoch weit entfernt davon, aus diesen Fakten Stammbäume zu konstruieren, nach welchen z. B. die monopodialen Phanerogamen von den monopodialen Laubmoosen und die dichotomen Gefässkryptogamen von den dichotomen Lebermoosen abgeleitet werden sollten. Die Vorfahren dieser beiden Pflanzenstämme waren einmal in der Verzweigungsweise gewiss ebensowenig stabilisiert, wie es die jetzigen Lebermoose und Algen sind. Ob sie den Laubmoosen oder den Algen ähnlicher waren, wissen wir nicht und wir werden es aus der Palaeontologie wohl kaum je erfahren.

Wir haben schon vorher erwähnt, dass bei *Plagiochila* auseinanderlaufende, wurzelstockartige, unterirdische Achsen vorkommen. Solche unter-

irdische rhizomartige Gebilde sind aber bei verschiedenen foliosen Lebermoosen in noch höherem Masse entwickelt und haben dieselbe morphologische und biologische Bedeutung, wie die Ausläufer der Phanerogamen, da sie der vegetativen Artvermehrung auf dem Standorte dienstbar sind. *Jungermannia Binderi* Vel. und *Jungermannia julacea* z. B. bilden ganz dünne, mit winzigen Blättchen besetzte fadenförmige Ausläufer, welche den Humus nach allen Richtungen hin durchflechten. Ähnliche Ausläufer bei der Gattung *Haplomitrium* sind

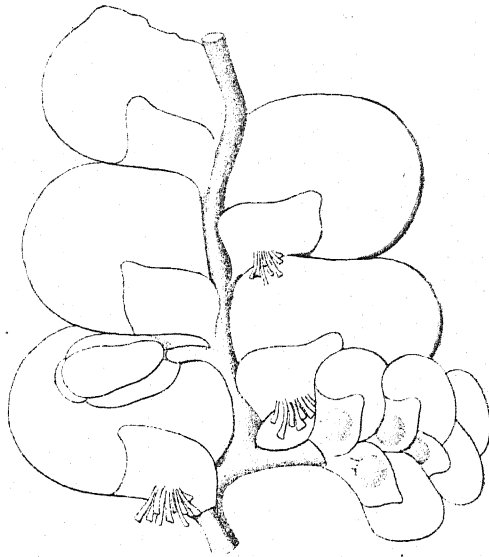


Fig. 69. *Radula complanata*. (Nach Velen.)

überhaupt blattlos, was höchstwahrscheinlich von der vollkommenen Verkümmern der Blättchen an diesen Ausläufern herrührt.

Wir haben schon erwähnt, dass die Rhizoide der Lebermoose einzellig (ungegliedert) sind und an verschiedenen Stellen des Thallus herauswachsen, gewöhnlich an der Unterseite des Letzteren und zwar entweder aus dem Stämmchen oder aus der ganzen Fläche des frondosen Lagers (*Riccia*, *Marchantia*). Am Stämmchen sitzen sie der ganzen Länge nach oder nur in Büscheln unter der Unterblattsbasis (*Calypogeia*, *Chiloscyphus*, *Lejeunia*). Bei der Gattung *Radula* (Fig. 69) wachsen sie in Büscheln aus dem Unterlappen und bei der Gattung *Frullania* aus den Unterblättern heraus. Bei der Gattung *Lejeunia* sind sie behufs leichteren Anhaftens an den Gegenständen, auf welchen das Pflänzchen hinkriecht, am Ende fingerförmig geteilt. Sie verrichten hier also denselben Dienst, wie die Ranken der Weinrebe. Die Lejeunien haften auch an ganz glatten Flächen, ja in den Tropen sogar auf glatten Baumblättern. Dieselbe Funktion haben die Haare des Thallus bei der Gattung *Metzgeria*. Diese Härchen haben Ähnlichkeit mit steifen, aufrechten Rhizoiden und überall dort, wo sie das Substrat berühren, verbreitern sie sich am Ende in eine anhaftende gefingerte Tafel. Interessant ist es, dass die Rhizoide der Gattung *Fossombronia* durchweg violett gefärbt sind. *Jungermannia hyalina* und *J. obovata* haben rote Rhizoide.

Neben den Rhizoiden sind zumeist an der Unterseite des frondosen Thallus zarte, flache einschichtige Schüppchen entwickelt, von denen wir auch schon Erwähnung getan haben. Bei der Gattung *Reboulia* stehen sie

(Fig 70) in zwei Reihen längs der Mittelrippe, bei *Marchantia polymorpha* bilden sie ein ganzes System von auseinanderlaufenden Reihen. Hier sind sie zugleich durch die Streifen dichter Rhizoiden verbunden, so dass durch dieselben das Wasser rasch eingesaugt und durch den ganzen Thallus geleitet werden kann — ja es wird durch den oben schon beschriebenen Kanal bis in den scheibenförmigen Fruchträger zugeführt. Hier haben also die Schüppchen eine Bewässerungsaufgabe. Bei den Gattungen *Fegatella* und *Marchantia* schützt ausserdem je ein grosses Schüppchen den terminalen Vegetationsgipfel im Ausschnitte des Thallus (Fig. 71). Bei der Gattung *Ricciocarpus* umwandeln sich dieselben zum Schwimmapparate (siehe S. 99).

Die Spreuschuppen am Stiele des Fruchträgers unter dem Schilde bei den Gattungen *Reboulia*, *Grimaldia*, *Duvallia* u. a. sind blos veränderte,

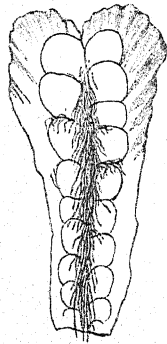


Fig. 70. *Reboulia hemisphaerica*. Thallusstück mit häutigen Schuppen auf der Unterseite. (Nach Vel.)

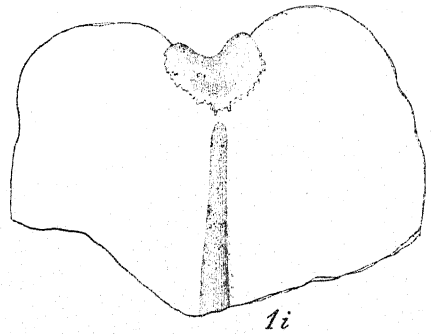


Fig. 71. *Marchantia polymorpha*. Thallustück, auf welchem eine Schuppe den Vegetationspunkt deckt. (Nach Velen.)

vorher beschriebene Schüppchen und so wie diese, von trichomartiger Beschaffenheit. Alle erinnern morphologisch und biologisch auffallend an die Spreuschuppen der Farne.

Eine eigentümliche Erscheinung bei den Lebermoosen sind die kleinen Trichomauswüchse, die sogenannten Schleim- oder Keulenhaare. Sie sind nur einzellig und tragen am Ende eine keulenförmige, zarte Zelle, welche viel Schleim absondert. Sie stehen in verschiedener Anzahl um die zarten Vegetationsgipfel (*Metzgeria* u. a.). Durch den ausgeschiedenen Schleim schützen sie die Scheitelzelle. Bei der *Marchantia polymorpha* sind sie in grosser Anzahl am Boden der Becher befestigt, in welchen sich die Vermehrungsknospen bilden. Sie scheiden hier eine Fülle von Schleim aus, welcher dann die Körperchen aus dem Becher herausdrückt. Bei *Blasia pusilla* haben sie wieder eine andere Funktion. Hier bilden sich unter jedem Thalluslappen zwei kleine Vertiefungen, welche sich durch Umwachsung der benachbarten Zellen in ausgebauchte

Kellerchen verwandeln (schon mit freiem Auge als zwei dunkle Punkte erkennbar), welche an der Seite mit einer kleinen Öffnung versehen sind (Fig. 60). Vor der Öffnung und der Höhlung sitzt eine Schleimpapille. Durch den aus diesen Papillen ausgeschiedenen Schleim füllt sich die Höhlung und in denselben kriechen Kolonien der Alge *Nostoc*, welche so im Convivium mit der *Blasia* leben.

Die ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose ist sehr mannigfaltig und für manche Arten wichtig, weil sie nicht selten völlig steril zu sein pflegen, indem sie weder Blüten noch Sporogone entwickeln. Manche von ihnen bilden zwar Archegonien und Antheridien, die jedoch nicht bis zu der Entwicklung von Sporogonen gelangen. So fruktifizieren bei uns nur selten die

Arten: *Blasia pusilla* (Fig. 60), *Metzgeria furcata*, *Pellia Neesiana*, *Lunularia cruciata*, *Jungermannia exsectaeformis*, *J. ventricosa* (Fig. 72), *J. gracilis*, *J. setiformis*, *Calypogeia Trichomanis*.

Bei *Lophocolea minor* und *Metzgeria pubescens* sind Sporogone bisher überhaupt noch niemals gefunden worden. Auch von *Jungermannia orcadensis* waren fruchtende Exemplare nicht bekannt, erst im Jahre 1894 gelang es mir, sie vollkommen fruktifizierend im Böhmerwalde zu finden (Siehe »Lebermoose B.« I. pag. 19).

Hier gilt nun die allgemeine Regel, dass Arten, welche keine Sporogone hervorbringen, in der Regel als Ersatz hiefür irgend eine Art von ungeschlechtlicher Vermehrung besitzen. Diese Regel gilt übrigens auch für die Laubmoose und alle Phanerogamen. Die Lebensbestrebung, das Geschlecht für die Zukunft zu erhalten, ist ebenso mächtig im Pflanzen- wie im Tierreiche.

Bei den Lebermoosen gibt es gerade so wie bei den Laubmoosen weder Zoosporen noch Gonidien, deren Stelle an den verschiedensten Stellen der Pflanze zum Vorschein kommende Zellkörper einnehmen. Diese Körper sind ein- oder mehrzellig und von verschiedener Gestalt. Hiezu einige Beispiele:

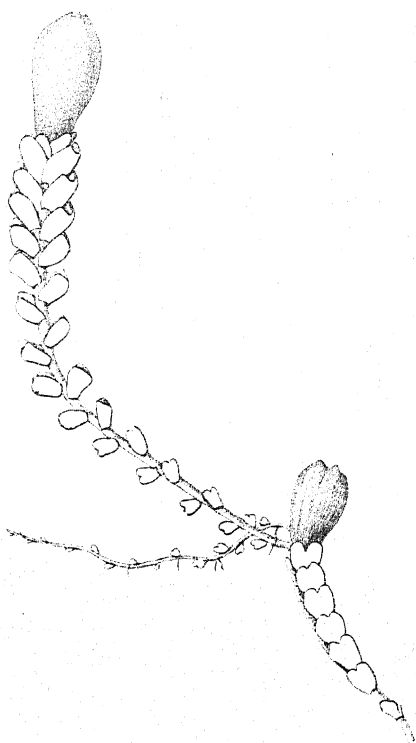


Fig. 72. *Jungermannia inflata*. (Nach Velen.)

Blasia pusilla hat zur Reifezeit in sterilem Zustande in der Achse eine längliche Höhlung, welche in einen langen, engen Hals ausläuft. In dieser Höhlung bilden sich gestielte Zellkörper, die zuletzt durch den, aus den Schleimhaaren in der Höhlung ausgeschiedenen Schleim herausgedrückt werden (Fig. 60). Ausserdem wachsen an der Oberfläche der Thalluslappen (hauptsächlich im Sommer, wo sich die flaschenförmigen

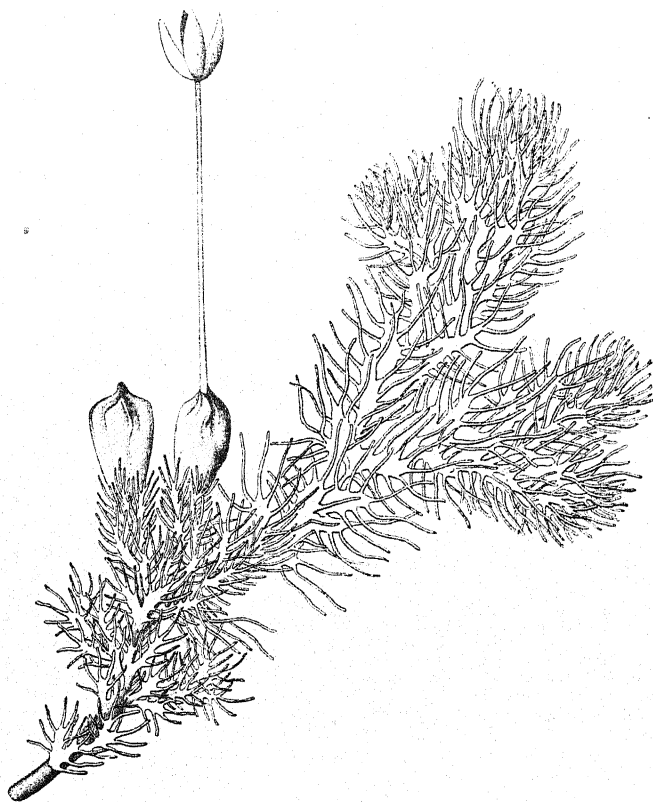


Fig. 73. *Ptilidium ciliare*. (Nach Velen.)

Höhlungen nicht bilden) grüne, lappige, gezähnte, vielzellige Schuppen, welche leicht abfallen und zu einer neuen Pflanze aufkeimen. Die *Blasia* hat also eine zweifache Art der ungeschlechtlichen Vermehrung.

Sehr häufig kommt eine Bildung von kleinen (mikroskopischen) 1—2 zelligen Körperchen vor, welche als grüner, roter oder brauner Staub an verschiedenen Stellen der Blätter erscheinen. So hat z. B. *Scapania nemorosa* (Fig. 61) an den Spitzen der oberen Lappen eine dunkle, aus einer Menge von einzelligen, überaus kleinen Körperchen gebildete Warze. Diese blattbürtigen Zellkörper sind bei anderen *Scapanien* zweizellig und

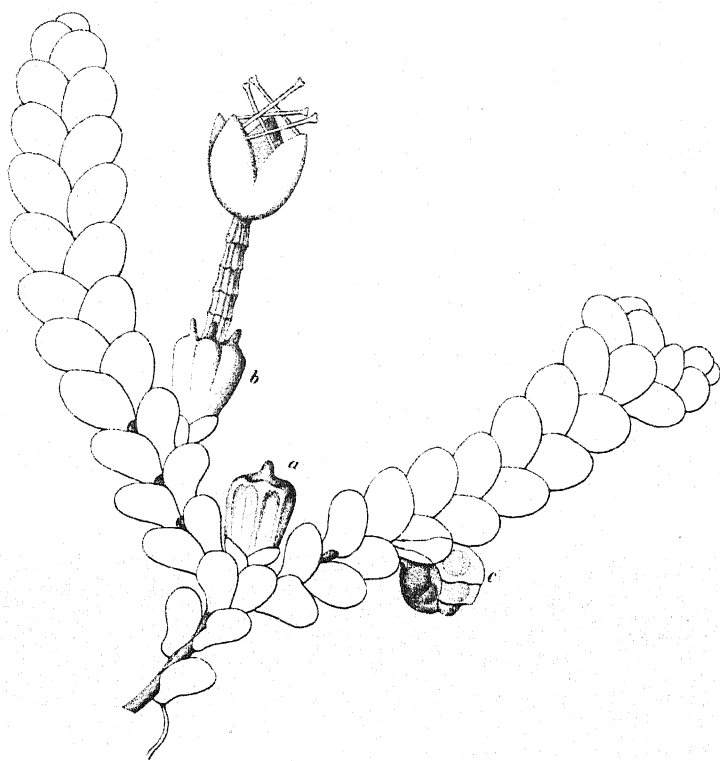


Fig. 74. *Lejeunia serpyllifolia*. a) Der das Sporogon einschliessende Kelch, b) Sporogon mit Elateren aus dem Kelche hervortretend, c) männliche Knospe. (Nach Velen.)

verschiedenartig ausgebildet, so dass sich darnach auch die Arten leicht unterscheiden lassen (siehe meine »Lebermoose Böhmens« I.) Bei *Jungermannia incisa* bilden die Brutkörper grüne Kügelchen an den Blattlappen. *J. ventricosa* (Fig. 74a) ist spezifisch immer leicht an den grünen Kügelchen (mit Brutkörpern) an den Enden beider Blattzipfel erkennbar. *J. orcadensis* hat ihre Brutkörper in roten Häufchen am Rande der am Stämmchenende situierten Blätter. *J. Binderi* besitzt am Ende des Stämmchens ein ganzes Köpfchen grünlicher Körperchen. *J. gracilis* treibt aus den niederliegenden Zweigen besondere aufrechte Ästchen, welche an den verkleinerten Blättern eine Menge von Brutkörpern tragen. Auch *Calypogeia* treibt im sterilen Zustande aus den niederliegenden Zweigen aufrechte Ästchen mit kleinen, gleichförmigen Blättern, welche am Ende gehäuft sind und ein grünes Köpfchen mit Brutkörpern hervorbringen (Fig. 66). Die Blätter der *Lophocolea minor* sehen infolge des fortwährenden Abfallens der staubförmigen Körperchen wie ausgenagt aus. Eigentümlich in dieser Beziehung ist die kleine Art *Jungermannia caespiticia*. Dieselbe bildet eine ganze, in den Endblättern

wie in einer Hülle verborgene Kugel grüner Zellkörper. Diese Erscheinung hat für die genannte Art spezifische Bedeutung*).

Eine merkwürdige und bisher nirgends angeführte Einrichtung hat *Jungermannia inflata*. Dieses ziemlich zarte Lebermoos lebt an Wasser-uffern, in Gräben und Sümpfen und fruktifiziert nur selten. Die Blüten entwickeln sich zwar häufig, ebenso auch der birnförmige, einer Blase ähnliche Kelch, allein die Archegonien verkümmern im Kelche. Zur Reifezeit brechen die Kelche ab und werden dann vom Wasser als schwimmende Bläschen weithin in die Nachbarschaft fortgeschwemmt. Wo sich ein solches Bläschen festsetzt, dort spriessen aus dessen Basis sofort Rhizoide hervor und wächst ein steriles Ästchen auf, wodurch ein neues Individuum des Lebermooses entsteht (Fig. 62, 72).

Eine andere Einrichtung hat *Pellia calycina*. Dieselbe treibt im Herbst aus dem Thallus eine Menge von dünnen, gabelförmig geteilten Zweigen, welche leicht brüchig sind und wohin sie geraten, zu einer neuen Pflanze aufkeimen. Der Habitus der sterilen Herbstpflanze dieser Art ist dadurch ungewöhnlich.

Metzgeria furcata bildet am Umfange und am Ende des Thallus kleine Zweige oder Knospen, welche leicht abfallen und neuerdings zu neuen Lagern aufwachsen.

Eine bemerkenswerte Einrichtung zu ungeschlechtlicher Vermehrung hat die gemeine *Marchantia polymorpha*. In den bereits oben beschriebenen Bechern an dem Mittelstreifen auf der Thallusoberfläche wachsen zierliche Becher (Fig. 59), an deren Boden aus dem oberflächlichen Gewebe eine Menge von Brutknospen auf kurzen Stielchen aufspriessen. Diese Brutknospen sind vielzellig linsenförmig-viereckig, mit zwei gegenständigen Einschnitten (quer zum Stiele). In dem Einschnitte befindet sich die durch die Schleimhaare geschützte Zelle des Vegetationsgipfels. Unterhalb und zwischen den Brutknospen sitzen im Becher die Keulenhaare, welche eine Menge von Schleim absondern. Schliesslich werden durch den letzteren die Brutknospen aus dem Becher herausgedrückt und nachdem sie sich an einem passenden Substrate festgesetzt haben, keimen sie zu einer neuen Pflanze auf. Gewöhnlich tragen nur die sterilen, nicht aber auch die fruktifizierenden Pflanzen vegetative Becher, was ganz natürlich ist.

Ähnliche Brutknospen entwickelt auch *Lunularia cruciata*, welche in unseren Gärten und Parkanlagen verwildert und öfters in grosser Menge den nackten Boden überzieht (sie stammt aus Südeuropa.**). Bei uns gelangt

*) Limpricht (Fl. von Schles.) macht von dieser Erscheinung eine richtige Erwähnung; ich habe dieselbe ebenfalls regelmässig beobachtet. Es ist verwunderlich, dass sie von anderen Bryologen nicht beschrieben wird.

**) Die Gattung *Lunularia* gehört in die nahe Verwandtschaft der Gattung *Marchantia*, von welcher sie sich lediglich durch die Verkümmern des Schildes an dem Fruchträgerstiel unterscheidet. Limpricht stellt sie mit Unrecht in eine selbständige Familie.

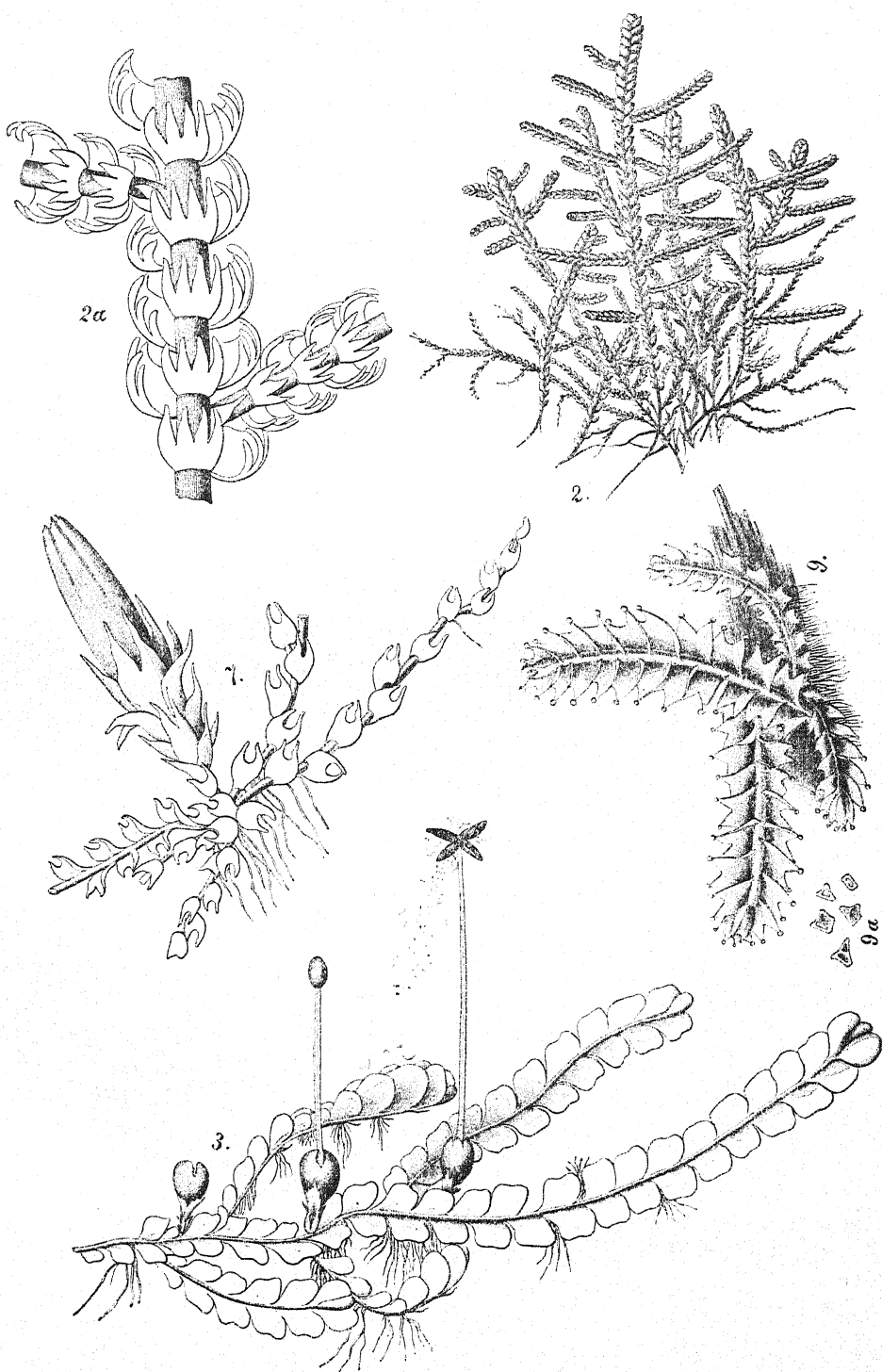


Fig. 74a. Beispiele der Lebermoose: 2) *Lepidozia reptans*, 2a) vergrößert, von unten; 3) *Chiloscyphus polyanthus*, wenig vergr.; 7) *Cephalozia multiflora*, stärker vergr.; 9) *Jungermannia ventricosa*, mit Zellkörpern, 9a) diese vergr. (Nach Velen.)

sie niemals zur Fruchtbildung, weshalb sie sich nur durch die beschriebenen Brutknospen vermehrt. Diese sitzen in den halbmondförmigen Bechern, welche regelmässig unter den Thallusausschnitten sich vorfinden.

Die Regenerationsfähigkeit bei den Lebermoosen geht schliesslich so weit, dass aus jedem abgebrochenen Stückchen des Lagers oder Stämmchens, ja auch aus den Bruchstücken der Blätter neue Lager oder Stämmchen hervorkommen können. Versuche in dieser Richtung haben namentlich Vöchting, Schostakowitsch und Frl. Berkovcova gemacht, denen zufolge auch die kleinsten Gewebepartien aus beliebiger Partie des Lagers in neue Individua aufkeimen. Diese künstlichen Versuche bestätigen am besten, wie in der Natur die Lebermoospflanze auf vegetativem Wege ihr Dasein zu versichern vermag.

Die Lebermoose sind gewöhnlich Gesellschafter der Laubmoose in schattigen, feuchten Wäldern, nur wenige von ihnen sind Xerophyten auf trockenen Standorten. Auch was die Grösse anbelangt, halten sie gleichen Schritt mit den Laubmoosen. Zu den grössten gehören manche Arten der Gattungen *Plagiochila*, *Scapania*, *Sarcoscyphus*, zu den kleinsten einige Arten der Gattung *Lejeunia*, so z. B. bildet *L. minutissima* unbedeutende, gelblich-grüne Flecken in den Rissen der Baumrinde alter Erlen oder Nadelhölzer. Die frondosen Lebermoose allerdings bilden an feuchten und sumpfigen Standorten ganze Überzüge und Polster. Die Riccien wachsen zumeist isoliert, ihr Thallus ist angedrückt, sternförmig, von der Grösse einer kleinen Münze. Nur *Riccia minima* bildet Sternchen, welche wie kleine Flecken aussehen.

b) Laubmoose (Musci).

Aus der Moosspore keimt zuerst das fadenförmige Protonema (Fig. 74 b) und auf diesem entwickeln sich Knospen, welche dem definitiven, beblätterten, die Geschlechtsorgane (Antheridien und Archegonien) tragenden Stämmchen die Entstehung verleihen.

Bei den Lebermoosen ist das Protonema (wenn wir von der Ausnahme bei der Gattung Protocephalozia absehen) nicht entwickelt, während es bei den Laubmoosen zum allgemeinen Charakter gehört. Am häufigsten verzweigt es sich vielfach in einfach gegliederte Fäden, welche das Substrat als grüner (bei *Mnium punctatum* brauner) Überzug von beträchtlichen Dimensionen überziehen. Das Aufwachsen erfolgt durch eine nach hinten zu neue Zellen segmentierende Scheitelzelle. Die Verzweigung geschieht aber wo immer unregelmässig in der Weise, dass irgend eine Zelle sich zu einer neuen Seitenzelle auswölbt, welche dann wie die Scheitelzelle arbeitet. Die Querwände in den Hauptzweigen des Protonemas sind durchweg schief. Auf den dünnen Ausläufern pflegen sie auch vertikal zu sein (siehe z. B. die Abbildung der *Schistostega*).

Da die Scheitelzelle des Laubmoosstämmchens ihre Zellen auf ähnliche Weise, nur dichter, segmentiert, entstand bei einigen Autoren (Sachs, Müller-Thurgau) die geradezu widersinnige Vermutung, dass das Protonema nur ein verlängertes, blattloses Stämmchen sei, welches allmählich in ein vertikales beblättertes Stämmchen übergeht. Dieser Ansicht widerspricht die ganze Morphologie des Protonemas, insbesondere aber der Umstand, dass die Verzweigung des Protonemas der regelmässigen Verzweigung des Stämmchens nicht entspricht und dass auch auf den Stämmchen, ja sogar auf den Blättern ein fädiges Protonema nicht selten zum Vorschein kommt.

Das Protonema dringt mit seinen Zweigen auch in das Substrat ein, wo es dann sofort das Chlorophyll verliert und sich so direkt in Rhizoide verwandelt. Zwischen dem Protonema und den Rhizoiden

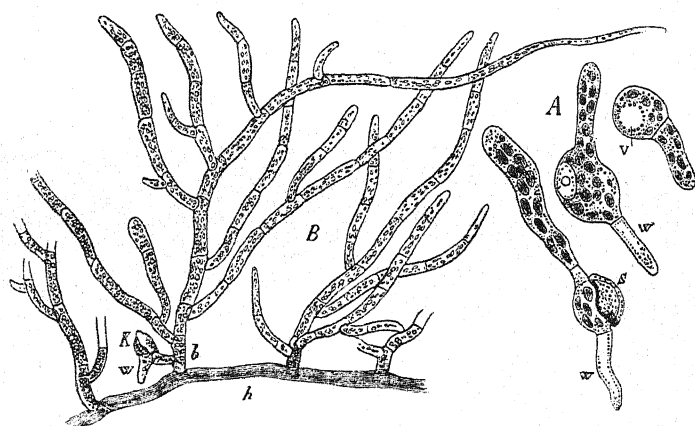


Fig. 74b. *Funaria hygrometrica*. A) Keimende Sporen, s) Exosporium, B) entwickeltes Protonema; K) Stämmchenknospe, w) Wurzelhaar. (Nach Sachs.)

ist daher beiden Laubmoosen kein morphologischer Unterschied. Nur die Funktion beider ist verschieden.

Die Verzweigung des Protonemas ist, wie bereits bemerkt wurde, ganz unregelmässig. Das einzige Beispiel einer gewissen Regelmässigkeit in dieser Beziehung führt Goebel bei der javanischen Art *Ephemeropsis tjibodensis* (welche übrigens in fruchtendem Zustand nicht bekannt ist) an, wo an den verlängerten Zweigen in ziemlich regelmässigen Entfernungen kurze, dicht gabelig geteilte Ästchen entspringen. Abgesehen von diesem, bisher ohnehin nicht genügend bekannten Falle, zeigt sich uns das Protonema als ein ganz unregelmässig gegliederter Thallus der Zellkryptogamen. Es ist dies das erste, eine Rückbildung zu den Algen darstellende Stadium.

Das Protonema der Gattung *Sphagnum* (Fig. 75) und *Andreaea* weicht bedeutend von dem Protonema der übrigen Laubmoose ab. Das Protonema der erstgenannten Gattung ist makroskopisch, flach, laubartig, grün, frei auf dem Substrate ausgebreitet, am Rande lappig und hier ver-

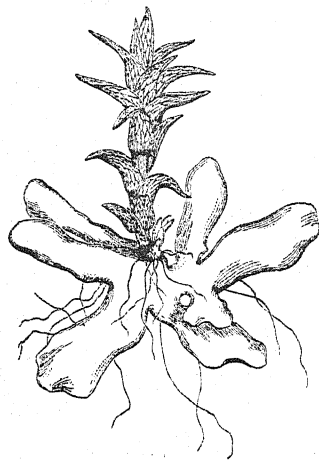


Fig. 75. *Sphagnum cymbifolium*.
Laubartiges Protonema mit junger
Pflanze. (Nach Maout.)

mittels der Rhizoide hie und da an dem Substrat befestigt. Es lebt fast das ganze Jahr über auf dem Standort. An seinem Rande bilden sich kleine Knospen, welche dann zu einem vertikalen, beblätterten Stämmchen emporwachsen.

Ein ähnlicher Vorgang findet bei der Gattung *Andreaea* (Fig. 76) statt, der sämtlich an Felsen wachsende Moose angehören. Hier erfolgt die erste Teilung des Zellinhalts schon in der noch nicht aufgesprungenen Spore. Die sodann keimende Spore wächst zu einem flachen, laubartigen, sehr unregelmässig lappigen und geteilten Protonema auf, welches mittels fädiger Ausläufer am Rande am Felsen haftet. Hier sehen wir gut, dass das flache, vielzellige Protonema allmählich in die einfach gegliederten Fäden des gewöhnlichen Protonemas übergeht. An den laubartigen Vorkeimen der *Andreaeen* kommen manchmal auch bäumchenförmige Auswüchse oder blattartige Lappen vor, welche zur intensiveren Assimilation dienen.

Das flache Protonema der Gattungen *Sphagnum* und *Andreaea* erinnert uns lebhaft an das Prothallium der Farne. Einige Autoren (so in neuerer Zeit C. Müller in Englers Pflanzenfamilien) sagt, dass dieses Protonema und das Prothallium der Farne homologe Gebilde seien. Das ist nun aber eine unrichtige Ansicht, denn das Prothallium der Farne trägt die Geschlechtsorgane, und anatomisch, sowie durch die Rhizoide, steht es auf derselben Stufe, wie der Thallus der Gattungen *Blasia*, *Fossombronia* u. a. Dieser Thallus differenziert sich durch Segmentation in eine Achse und Blätter. Das Protonema der Gattung *Sphagnum* jedoch differenziert sich in Achse und Blätter nicht und ist ein atavistisches Organ, welches den Algenlagern, ebenso wie das fädige Protonema den fädigen Algen gleichkommt. Es ist dies dasselbe vorläufige Stadium, wie das Chantransia-Stadium bei der Gattung *Batrachospermum* oder bei vielen anderen Rot- und Braunalgen.

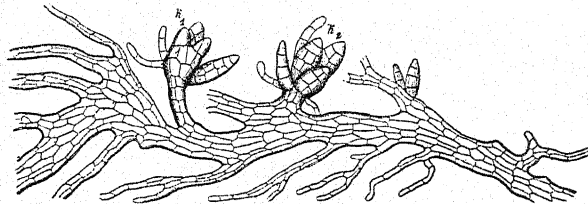


Fig. 76. *Andreaea petrophila*. Flaches Protonema mit jungen Knospen (k1, k2). (Nach Berggren — Engler Famil.)

Deshalb müssen wir bei den Laubmoosen eigentlich drei Generationen und keineswegs bloß zwei, nämlich: das Protonema, das beblätterte Stämmchen und das Sporogonium unterscheiden.

Schon Hofmeister hat die morphologische Bedeutung des Protonemas der Laubmoose und des Prothalliums der Farne wohl unterschieden und deshalb die Bezeichnung »Prothallium« bloß für die Farne und Gefäßkryptogamen überhaupt beibehalten.

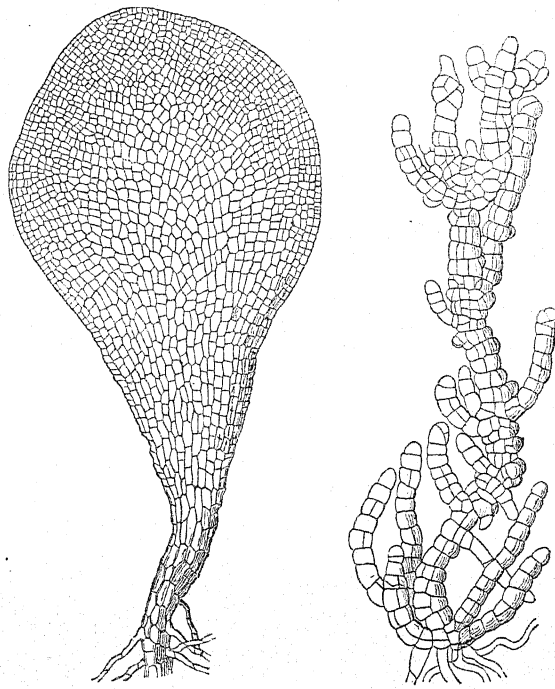


Fig. 77. *Tetraphis pellucida*. Laubartiges (links), strauchartiges Protonema (rechts). (Nach C. Müller und Correns.)

Unsere Vergleichung des Protonemas der Laubmoose mit dem

Chantransia-Stadium der Gattung *Batrachospermum* wird auch durch den Umstand bestätigt, dass das Protonema sich durch Zerfallen in einzelne Teilchen oder durch Produktion von Zellkörpern, welche abzufallen und in ein neues Protonema aufzukeimen vermögen, selbst vermehren kann.

Unser bekanntes Laubmoos *Tetraphis pellucida* (Fig. 77) entwickelt an dem Protonema gestielte, flache Blättchen, welche vom morphologischen Standpunkte allerdings als mehrzellige Bestandteile des Protonemas — etwa wie bei der Gattung *Andreaea* — aufgefasst werden müssen. Ausser diesen Blättchen entwickeln sich manchmal vertikale, verzweigte Protonemabäumchen, mit denen sich in neuerer Zeit Correns (Ber. der deutsch. bot. Gesellschaft 1895) beschäftigt hat. Es sind dies offenbar wieder nur Organe, welche der reicheren Assimilation dienstbar sind. Ähnliche Blättchen bilden sich auch auf dem Protonema der Gattung *Tetradontium*.

Das Protonema des in unseren Wäldern überall vorkommenden Laubmooses *Diphyscium foliosum* (Fig. 78) bedeckt zur Winterszeit ganze ausgedehnte Flächen wie ein grüner Teppich, an welchem erst später die beblätterten Pflänzchen in dichten Gruppen sich zeigen. An diesem Protonema bilden sich sonderbare, gestielten, vielzelligen Trompeten ähnliche Gebilde, die viel Chlorophyll enthalten und den Dienst von Assimilationsorganen leisten.

Schon seit langer Zeit ist das Protonema des Laubmooses *Schistostega osmundacea* berühmt, welches in den Höhlungen ziemlich feuchter, aber dem Regen nicht ausgesetzter Quarz- oder Sandsteinfelsen wächst. Die Stämmchen tragen zahlreiche, schief gegliederte, bräunliche, starke Rhizoide (Fig. 79). Aus denselben kommen seitliche dünne, dünnwandige und quer gegliederte Ausläufer mit viel Chlorophyll hervor. Diese Ausläufer können sich auch noch weiter verzweigen, bis schliesslich einige Zweige am Ende kugelige Zellen abzuschnüren beginnen, welche neuerdings weiter wachsen und neue Zellen abschnüren, bis ein ganzer Überzug dicht nebeneinandersitzender und teilweise verbundener kugelförmiger Zellen entsteht. Diese Zellen sind eigentlich nicht ganz kugelförmig, sondern unten ein wenig kegelförmig ausgezogen und dort blos mit grünen Chloro-

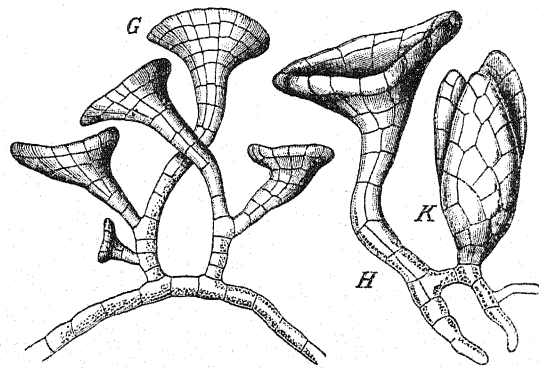


Fig. 78. *Diphyscium foliosum*. Trompetenartige Gebilde am Protonema, k) Knospe (Nach Berggren.)

phyllkörnern versehen. Die übrige Zellpartie oberhalb dieser Stelle ist mit einer hyalinen Flüssigkeit angefüllt und die Zelle selbst von einer dünnen, durchsichtigen Membran umgeben. Wenn nun, selbst auch nur durch eine kleinere Öffnung, in die Felshöhlung ein Lichtstrom auf das Protonema fällt, so zeigen sich die von dem Protonema gedeckten Stellen des Felsenhumus in smaragdgrünem Glanze. Die Felshöhlen in der Kieselschieferzone der Umgebung Prags im Šárkatale und bei Aunětic phosphoreszieren alle in diesem smaragdnen Lichte. Es ist bekanntlich eine durch den Bruch und den Reflex des Lichtes in den runden Zellen bewirkte optische Erscheinung.

Ich habe (ebenso wie Goebel) die Bemerkung gemacht, dass runde, phosphoreszierende Zellen sich auch ausdehnen und so neuerdings in einen Protonemafaden auswachsen können.

Ganz eigenartige Rhizoide haben die Gattungen der *Polytrichaceen*. Hier sind die einzelnen Rhizoide verflochten auf die Art eines gedrehten Strickes. Sie dienen so als feste Wurzeln der Pflanze und sind auch wie die Wurzeln von Humuspartikeln umgeben.

Interessant sind die exotischen Laubmoose *Eucamptodon Hampeanum* und *Dicnemon semicryptum*, welche in den Kapseln keine Sporen, sondern vielzellige Körper enthalten. Goebel gibt diesfalls die richtige Erklärung, dass es sich hier eigentlich um eine Viviparie handle, wie wir dieselbe bereits bei der Gattung *Pellia* unter den Lebermoosen kennen gelernt haben.

Auf dem Protonema der schon oben erwähnten Gattung *Buxbaumia* erscheinen männliche und weibliche, sehr reduzierte Pflänzchen. Das männliche besteht eigentlich blos aus einem muschelförmig zusammengewundenen Blättchen, in welchem sich das einzige Antheridium verbirgt (siehe Fig. 80, 46). Hier ist also die Achse gänzlich verschwunden und von den

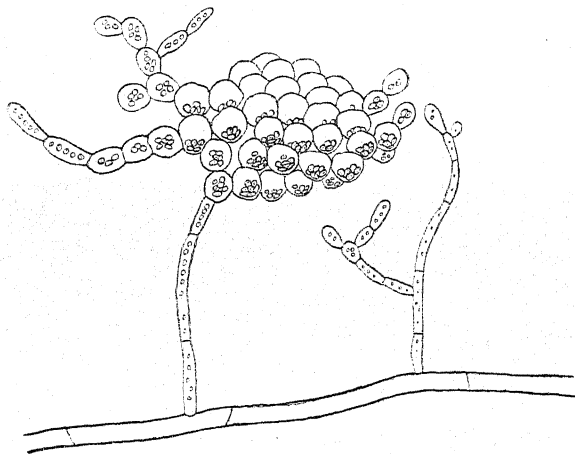


Fig. 79. *Schistostega osmundacea*. Starke, braune Rhizoide, aus welchen dünne, grüne Protonemafäden hervorwachsen, die am Ende kugelige Zellen — leuchtendes Moos — abschnüren. (Original.)

Blättern ist blos eines übrig geblieben und das Protonema selbst bringt eigentlich das Antheridium hervor. Auch die weibliche Pflanze setzt sich lediglich aus einigen unbedeutenden Blättchen zusammen, welche alsbald eingehen, so dass die ganze Pflanze dann nur aus einem mächtigen Sporogon besteht.

Wie wir bereits früher erwähnt haben, stellt die *Buxbaumia* den höchstorganisierten Typus der Laubmoose im phylogenetischen Sinne dar. Die männliche Pflanze hat die Aufgabe, lediglich die Spermatozoiden hervorzubringen und deshalb verschwindet sie auch in der phylogenetischen Reihenfolge früher, als die weibliche (siehe die Prothallien bei den Hydropteriden). Übrigens ist auch in anderen Fällen die männliche Pflanze der weiblichen gegenüber unbedeutend. Wir erwähnen in dieser Beziehung die Gattung *Dicranum*. *D. undulatum* hat das Stämmchen in einen überaus dichten Filz eingehüllt, an dessen Fäden fast mikroskopische Antheridien

enthaltende Knöspchen — die ganze männliche Pflanze — sitzen, während die weibliche Pflanze bis über 10 cm hoch und stattlich wird. Die männlichen Pflänzchen von *Fissidens exilis* sitzen häufig als winzige Knospen auf dem weitkriechenden Protonema, während die weibliche Pflanze bedeutend grösser ist und einige Blätter trägt.

Leucobryum glaucum hat die Blattzellen zum Einsaugen von Wasser eingerichtet, wie Sphagnum, und es lebt auch in ähnlicher Weise in dichten, schwammigen Polstern. Es besitzt an den Stämmchen keine Rhizoide; dagegen bilden sich kleine Rhizoidenbüschel an den Spitzen oder an den Basen der Blätter. Und an diesen Rhizoiden entstehen kleine Knospen, welche abfallen und zu einer neuen Pflanze aufwachsen können. Oder es

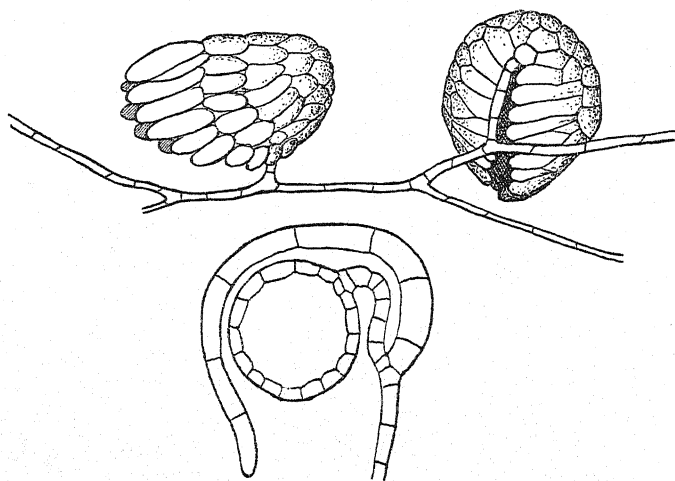


Fig. 80. *Buxbaumia indusiata*. Muschelartige Blättchen, welche aus dem Protonema hervordachsen und ein kugeliges Antheridium umhüllen. (Nach Goebel.)

bilden sich an ihnen männliche Knospen, wie bei dem schon erwähnten Dicranum.

Das Protonema übergeht am Stämmchen häufig in einen Haar- oder Wurzelfilz, welcher das Stämmchen zwischen den Blättern umhüllt (*Dicranum Mühlenbeckii*, *undulatum*) und öfters die benachbarten Stämmchen zu einem überaus dichten, kompakten Polster verbindet. Dieser Filz dient zum Wassersaugen und so erscheint der ganze Polster als ein Saugschwamm. Ein solcher Polster (*Gymnostomum rupestre*) wächst als ein Ganzes regelmässig an der Oberfläche, so dass man am Bruche die Zonen der einzelnen jährlichen Zuwächse verfolgen und darnach das Alter des Polsters abschätzen kann. Auf diese Weise zeigen sich uns die Moospolster als eigenartige Pflanzenkolonien.

Die Torfmoose haben überhaupt keine Rhizoide am Stämmchen, weil deren Funktion von den Blättern übernommen worden ist, welche

grosse schlauchartige, stets reichlich wasserführende Zellen enthalten. Das Wasser dringt in dieselben durch Öffnungen ein.

Auch die im Wasser lebenden Laubmoose (*Fontinalis*, *Harpidia*) haben keinen Wurzelfilz, weil er für sie ganz überflüssig wäre.

Das Protonema ist entweder ausdauernd oder bald nach der Aufkeimung verschwindend. Es dient teilweise als Ernährungsorgan für die kleinen Pflänzchen, teilweise als Mittel zur ausgiebigen Vermehrung des Laubmooses auf dem Standorte. Aus einer einzigen Spore kann ein Protonema aufwachsen, welches eine Fläche bis zu 1 Meter überzieht, wo dann, dicht nebeneinander, die Stämmchen emporwachsen. Deshalb wachsen die Laubmoose gesellig oder in dichten Polstern. Bei den Gattungen *Ephemerum* (Fig. 4, Taf. I.) und *Sporledera*, sowie einigen anderen verwandten Gattungen verbringt das Laubmoos sein ganzes Leben nur in der Gestalt eines grünen Protonemas, welches weit- und breithin den Boden bekleidet. Auf diesem Protonema kommen die Moospflanzen nur einzeln als winzige Knospen mit wenigen, unbedeutenden Blättchen zum Vorschein. In diesen Knospen bildet sich sodann die verhältnismässig grosse runde Kapsel. Nach Reifwerdung der Kapsel stirbt die Knospe ab, das Protonema lebt aber weiter und es scheint, dass es sogar perenniert. Auch bei vielen (sogenannt) einjährigen Laubmoosen ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Protonema den Sommer über sich in die Erde verkriecht und perenniert, um in der nächsten Wintersperiode von neuem an der Oberfläche aufzutauchen und einer neuen Moosgeneration das Dasein zu verleihen.

Aus all' dem sehen wir, dass dem Laubmoosprotonema viele und sehr wichtige Lebensfunktionen zugewiesen sind und dass es kein blosses phylogenetisches Relict aus dem Algenreiche ist.

Auf dem Protonema bilden sich kleine, knotenförmige Höcker, auf denen eine Scheitelzelle entsteht, welche regelmässig nach hinten Tochterzellen zu segmentieren beginnt. Auf diese Weise entsteht die Grundlage des blatttragenden Stämmchens. Das Stämmchen wächst sonach durch eine einzige Scheitelzelle und aus den Segmenten derselben konformieren sich die Blätter. Es liegt daher an der Form der Scheitelzelle, welche Anordnung die Blätter am Stämmchen sodann erhalten. Ist diese Zelle zweiseitig, so stehen die Blätter in zwei Reihen (*Fissidens*, *Distichium*), wenn sie nach drei Seiten hin segmentiert, so stehen die Blätter in drei Reihen. Die dreiseitige Scheitelzelle kann aber auch nach anderen Anordnungen ($2/5$, $3/8$ u. s. w.) segmentieren. Es gelten hier also ähnliche Regeln, wie bei den Phanerogamen. Manchmal kann ein und dasselbe Stämmchen zunächst mit einer drei- und dann mit einer zweiseitigen Zelle arbeiten (so die Stämmchen der Gattung *Fissidens*, solange sie unter der Erde sind).

Die *Schistostega* wächst mittelst einer dreiseitigen Scheitelzelle und deshalb stehen die Blätter auf dem Stämmchen dreireihig. Auf den sterilen Stämmchen jedoch stehen die Blätter in 2 Reihen und dies noch

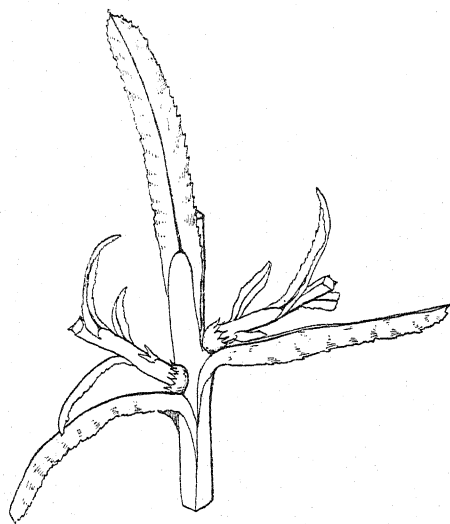


Fig. 81. *Mnium undulatum*. Stämmchenstück mit zwei Seitenzweigen, welche aus der Blattachsel hervortreten und an der Basis mit einem wulstenförmigen Ringe umgeben sind. (Original.)

derart, dass sie mit der Fläche vertikal emporgerichtet sind, infolge dessen das Stämmchen einem flachen Thallus ähnlich ist, welches sich durch Einschnitte in Blattlappen geteilt hat. Ja, die Blättchen sind rippenlos und an der Basis zusammenfließend, so dass das ganze Stämmchen an manche Lebermoose erinnert, deren flacher Thallus sich in Blätter zu teilen beginnt. Es hat den Anschein, dass *Schistostega* überhaupt einen primitiven Laubmoostypus darstellt, denn auch ihr Sporogon ist sehr unvollkommen.

Die Stämmchen bleiben selten einfach, gewöhnlich verzweigen sie sich in mannig-

faltiger Weise. Die Verzweigung der Stämmchen und die Anlage der Seitenknospen erfolgt bei den Laubmoosen durchweg monopodial und die Seitenzweige und Seitenknospen entstehen ausnahmslos in der Mediane in den Stämmchenblattachsen.

In dieser Beziehung habe ich ausgedehnte Studien vorgenommen und deshalb kann ich das soeben hervorgehobene Gesetz als durchaus richtig und allgemein geltend bezeichnen. Zu meinem Erstaunen finde ich in der gesamten bryologischen Literatur (siehe z. B. Englers Pflanzenfamilien, C. Müller, Goebel, Organogr. u. a.) die Angabe, dass die Seitenknospen bei den Laubmoosen an der Basis der Stämmchenblätter sich bilden und dass dortselbst auch die Seitenzweige entstehen, was aus der anatomischen Entwicklung ersichtlich sein soll, denn die Knospe wölbe sich angeblich immer als ein Ganzes mit dem ober demselben stehenden Blatte. Alle diese Autoren bauen auf entwicklungsgeschichtlichen Fakten und keiner von ihnen hat beachtet, wie die Sache in fertigem Zustande aussieht. Wir legen demgegenüber darauf, auf welche Weise die Seitenknospen in der Jugend ihre Grundlage bilden, gar kein Gewicht, da wir wissen, dass die Entwicklung in der Jugend über die morphologische Bedeutung der fertigen Organe gar nichts zu entscheiden hat.

Im fertigen Zustande entstehen alle Seitenzweige und Knospen stets knapp in der Achsel und zwar in der Mediane. Gewöhnlich geschieht es, dass die Entfernung zwischen der Achsel, in welcher die Knospe sitzt, und der Basis des ober derselben sitzenden Blattes (wazu sie nach der Ent-



Fig. 82. *Fissidens taxifolius* (1b) wenig vergr. — *F. bryoides* (rechts), Stämmchenstück, auf welchem die männlichen Blüten aus den Blattachsen hervortreten; 5, 6 Blattform. (Nach Schimper.)

wickelungsgeschichte gehören soll) sehr bedeutend ist (siehe die Abbildung von *Mnium undulatum*, Fig. 81), so dass es Niemandem einfällt die Knospe dem oberständigen Blatte zuzuschreiben, wenn es knapp in der Achsel seines Unterblattes steht.

Die Unrichtigkeit der vornangeführten Ansicht geht auch aus dem Umstande hervor, dass das Oberblatt (zu welchem die Knospe gehören soll) bald mehr rechts, bald wieder mehr links steht, so dass die Knospe einmal auf der anodischen, ein andermal auf der katodischen Seite der Blattbasis entstehen müsste. Dass es immer entweder der katodischen oder anodischen Seite bei ein und demselben Individuum folgen würde, wie die Entwicklungsgeschichte behauptet, ist einfach unwahr. Ich selbst habe mich davon zu wiederholten Malen überzeugt. Ja, die Knospe steht häufig unter dem Rücken des Oberblattes. In allen Fällen aber steht sie in der Mediane und in der Achsel des Stützblattes. Hieraus ist evident, dass die Knospe die gesetzmässige Stellung bloß zu dem Stützblatte und keineswegs zu dem oberständigen Blatte einhält. Dass das oberständige Blatt einmal mehr nach rechts und ein andermal mehr nach links zu stehen kommt, rührt von der gestörten Stellung der nächsten Blätter oder auch von dem ungleichen Wachstum des Stämmchens her.

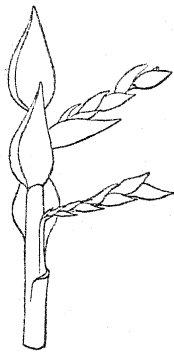


Fig. 83. *Fontinalis antipyretica*. Stämmchenstück, am Grunde entspringt und mit dem Stämmchen zusammenwächst ein Seitenzweig. (Original.)

Dass die Seitenzweige und Knospen faktisch nur in den Blattachseln entstehen, können wir an unzähligen Beispielen sehen, wo die männlichen Blüten klein, knospenartig sind. Da sitzen diese Blüten insgesamt in den Achseln der Stützblätter (siehe z. B. *Fissidens bryoides*, Fig. 82, *Orthotrichum speciosum*, Fig. 89a und verschiedene Gattungen der *Hypnaceen* u. s. w.).

Wer sich bequem und anschaulich überzeugen will, welche Stellung die Seitenzweige an der Achse einnehmen, dem können wir die stattlichen und grossblättrigen Arten der Gattung *Mnium* und *Bryum* oder *Hypnum giganteum* empfehlen.

Manchmal geschieht es allerdings, dass die Achselknospe hoch aus der Achsel ausgeschoben ist. So geschieht es manchmal bei *Thuidium delicatulum*, wo die Verzweigung aus jedem sechsten

Stämmchenblatte erfolgt, wovon der eigentümliche Habitus und die regelmässige Verzweigung der ganzen Pflanze herrührt (so auch bei anderen Laubmoosen), oder bei *Fontinalis antipyretica* (Fig. 83), wo das Seitenästchen hoch ober der Achsel sich befindet. Aber in diesem Falle, sowie in allen ähnlichen können wir genau beobachten, wie der Zweig mit ihren Spuren schön in die Mediane in der Achsel herabläuft. Sie wurde also blos durch das Wachstum der Hauptachse aus der Achsel emporgetragen, wie es übrigens oft auch bei den Phanerogamen (*Gleditschia*, *Pterocarya*) nicht selten geschieht.

Auch die abfallenden Knospen und Zwiebeln, welche der vegetativen Vermehrung einiger Moose dienlich sind, sitzen regelmässig in den Blattachseln (*Webera annotina*, *Bryum argenteum* u. a.). An bilateralen Stämmchen entgleist allerdings manchmal infolge des Geotropismus eine Achselknospe (sekundär) aus der Achsel seitwärts.

Neben dieser eben beschriebenen gesetzmässigen Verzweigung zeigt sich aber auch eine unregelmässige Verzweigung, die wir mit den Adventivknospen bei den Phanerogamen vergleichen könnten. Bei vielen Moosen kann nämlich aus jedwedem abgebrochenen Teilchen der Pflanze eine neue Knospe und Pflanze aufwachsen — also ganz auf die Art, wie bei den Phanerogamen.

Die Seitenzweige beginnen gewöhnlich mit bedeutend kleineren Blättchen, welche manchmal auch geteilt und in Wimpern zerschlitzt zu sein pflegen. So ist bei *Mnium undulatum* (Fig. 81) die ganze Basis des Zweiges von einem ziemlich starken Walle umgeben, welcher ringsum einen Wimpernkranz trägt. Die folgenden Blättchen sind dann auch zerschlitzt oder wenigstens geteilt. Infolge dessen kann hier von einer solchen Orientation der ersten Blätter am Zweige wie bei den Phanerogamen nicht gesprochen werden.



Fig. 84. *Mnium undulatum*, in nat. Gr., oben weibliche, unten männliche, rechts sterile Pflanze. (Nach Schimper.)

Die Verzweigung der Stämmchen hat einen sehr mannigfaltigen Charakter, welcher hauptsächlich mit der Lebensweise des Laubmooses oder auch mit der Stellung der männlichen und weiblichen Blüten zusammenhängt. Wenn die Sporogone die Hauptstämmchen oder Zweige abschliessen, so heissen solche Laubmoose akrokarp, wenn aber die Sporogone in den Blattachseln seitlich an den Stämmchen oder Zweigen



Fig. 85. *Thuidium tamariscinum*. Beispiel eines pleurokarpen Laubmooses. (Nach Schimper.)

sitzen, so heissen sie pleurokarp. Aber auch bei den, zu der erstgenannten Gruppe gehörigen Familien gibt es Gattungen und Arten, welche seitlich gestellte Sporogone besitzen (*Cinclidotus*, *Fissidens*, *Octodiceras* u. a.)

Die akrokarpen Stämmchen pflegen häufig gabelig geteilt zu sein in der Weise, dass unter dem Sporogone zwei neue lange Zweige aufwachsen, welche abermals mit einem Sporogone enden und sich wieder ähnlich verzweigen (*Grimmia*, *Orthotrichum*, *Bryum* u. ä.). Nicht selten wird das terminale Sporogon scheinbar dadurch seitwärts gedrückt, dass der unter

demselben aufgewachsene Zweig sich in die Verlängerung des alten Stämmchens stellt (Schistidium). Hier sind also im Wesentlichen ähnliche Verzweigungen vorhanden, wie bei den Phanerogamen.

Oft bildet ein akrokarpes Laubmoos zwei- ja auch dreierlei Stämmchen von verschiedenener Gestalt. Die Gattung *Schistostega* wurde bereits erwähnt. Die Arten der Gattung *Mnium* treiben gewöhnlich eigentümliche, kriechende, sterile Ausläufer (*M. cuspidatum*), welche am Ende wurzeln und einen neuen Pflanzenstock bilden können. *M. undulatum* z. B. (Fig. 84) hat die männlichen Stämmchen mit einer grossen, scheibenförmigen Blüte abgeschlossen, unter deren Basis die Seitenzweige wachsen. Schliesslich sind die sterilen Zweige langbogenförmig, einfach, am Ende wurzelnd.

Die pleurokarpen Stämmchen sind äusserst mannigfaltig verzweigt. Im Ganzen kann man überall eine fortwachsende Hauptachse und Seitenzweige mit beschränktem Wachstum unterscheiden. So z. B. hat *Climacium dendroides* eine Hauptachse und Seitenachsen, welche gleichsam ein Bäumchen bilden. Die Verzweigung erfolgt machmal bis zu etlichen Graden, so dass die Pflanze dadurch oft ein sehr nettes Ansehen gewinnt, namentlich dann, wenn die Orientierung in eine Ebene fällt (*Thuidium tamariscinum* (Fig. 85), *Hypnum Crista castrensis*, *Hypnum moluscum*, *Hypnum cupressiforme* u. s. w.).

Wenn das Stämmchen vertikal wächst, so breiten sich die Zweige nach allen Seiten hin aus; ist das Stämmchen aber an das Substrat anliegend oder kriechend, so stellen sich die Zweige in eine Ebene. So hat z. B. das aufrecht wachsende *Hylocomium squarrosum* allseitswendige Zweige, dessen Abart *Hylocomium subpinnatum* jedoch ist kriechend und hat zweireihige Zweige. Auch künstlich kann man aus zweireihig verzweigten Formen allseitig verzweigte aufziehen (siehe die Versuche von Němec).

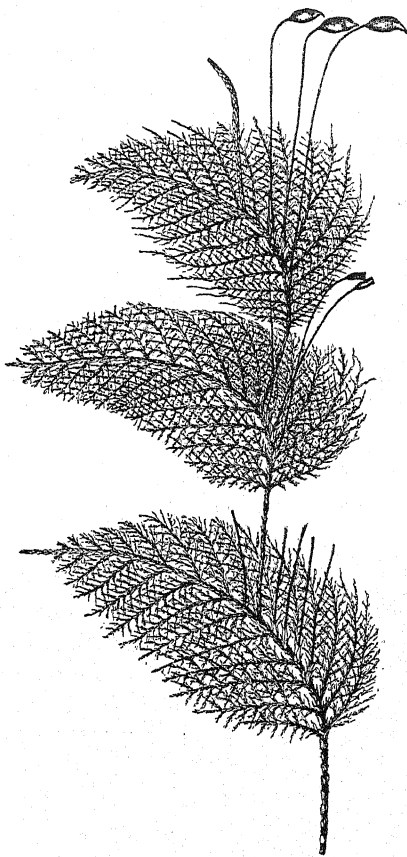


Fig. 86. *Hylocomium splendens*. (Original.)

Das gemeine, grosse Laubmoos *Hylocomium splendens* (Fig. 86) verzweigt sich mehrmals, so dass es ein flaches, wagrecht ausgebreitetes Laub bildet. Im nächsten Jahre wächst an der Basis dieses Laubes ein Seitenzweig, welcher anfangs aufrecht wächst, dann aber bald sich wieder ausbreitet und horizontal verzweigt, was sich auch in den folgenden Jahren wiederholt. So entstehen übereinander stehende Etagen, aus denen die Sporogone emporwachsen. So viel Etagen es gibt, so alt ist das Moos.

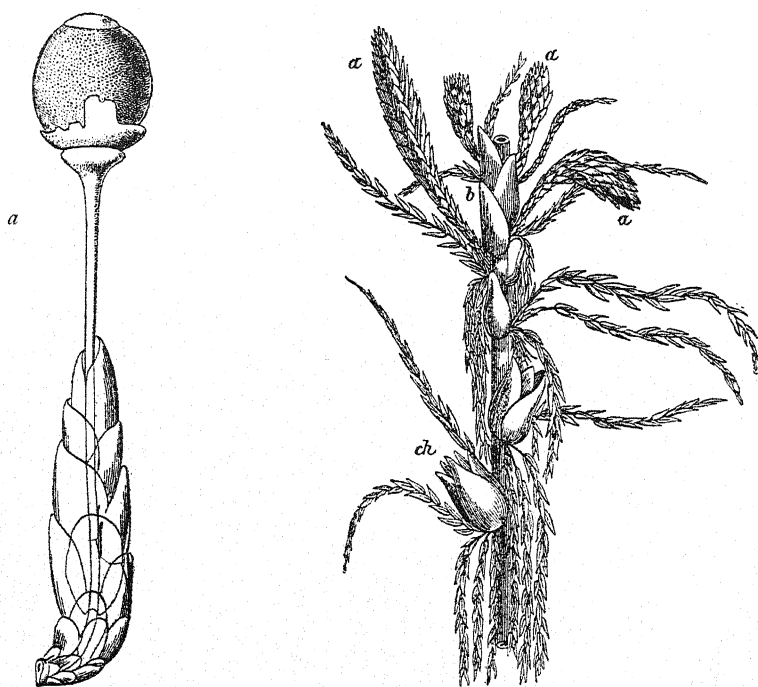


Fig. 87. *Sphagnum acutifolium*, Stammstück; a) männliche Äste, b) Stengelblätter, ch) weibliche Knospe mit Büschelzweigen. — Links eine Fruchtkapsel an der Basis mit Calyptraresten bedeckt, a) Pseudopodium. (Nach Schimper.)

Auch andere grosse Laubmoose aus der Abteilung der *Hypnaceen* bilden jährlich scharf gesonderte, gefiederte Glieder oder Absätze. So sehen wir es bei den zierlichen Arten *Hypnum Crista castrensis* oder *H. mol-luscum*.

Häufig ist der Hauptzweig kriechend, wie ein Rhizom, aus welchem aufrechte Stämmchen emporwachsen (Brachythecium, Eurhynchium).

Wir müssen auch noch der eigenartigen Pseudopodien Erwähnung tun, welche namentlich bei den Gattungen *Sphagnum* (Fig. 87) und *Andreaea* vorkommen. Hier ist nämlich der, das Sporogon tragende Zweig bedeutend verlängert, blattlos, so dass er die Seta nachahmt. In diesem Falle ist aber der Sporogonstiel nicht entwickelt und das Sporogon mit

dem Fusse in das aufgeschwollene Ende des Pseudopodiums eingefügt. Auch bei dem Laubmoose *Aulacomnium androgynum* (Fig. 88), welches selten fruktifiziert, bilden die Vermehrungskörper am Ende des verlängerten blattlosen Pseudopodiums eine grünliche Kugel.

Besonders die grossen Laubmoose treiben unter der Erde starke, mit winzigen, blassen Blättchen besetzte Rhizome, mittelst welcher sie an dem Standorte weithin auseinanderkriechen und so vegetativ sich ausgiebig vermehren — gerade so, wie die Phanerogamen. Beispielsweise führen wir an: *Polytrichum*, *Mnium*, *Climacium*, *Rhodobryum*, *Thamnum*.

Eine ganz eigene, von allen Laubmoosen abweichende Verzweigungsart der Stämmchen hat die Gattung *Sphagnum*. Hier ist das Stämmchen lang, aufrecht, in der Regel in Gemeinschaft mit anderen zu umfangreichen Polstern vereinigt, ja ganze Torfformationen bildend. Das Stämmchen wächst durch eine Scheitelzelle, welche die Seitenblätter segmentiert. Frühzeitig gleich unter dem jungen Gipfel entstehen die Seitenzweige, welche sich sofort wieder an der Basis selbst verzweigen, so dass wir längs des ganzen Hauptstämmchens Büschel von Seitenzweigen finden. Einige Ästchen dieser Büschel sind abstehend, andere herabhängend, indem sie sich an das Stämmchen anschmiegen und so an dem Letzteren einen saugenden Überzug bilden. Die Grundlage des Büschels wird von einem Hauptzweig gebildet (das ganze Büschel ist ja an der Basis zusammenhängend), welcher sich gleich in einen Tochterzweig teilt, dieser teilt sich wiederum an der Basis u. s. w.

Manchmal kann der Seitenzweig durch die Scheitelzelle weiter wachsen und sich in ein neues Stämmchen verwandeln. Die Stämmchen tragen dann auch die männlichen oder weiblichen Organe und diese das Sporogon.

Das Büschel der Seitenzweige entsteht regelmässig neben der Insertion des Stämmchenblattes, frei aus dem Stämmchen selbst. Seine Orientierung zu irgend einem Blatte ist nirgends sichtbar. Ich konnte auch niemals ein Zweigbüschel in die Achsel irgend eines unteren Blattes herunterleiten. So haben wir bei den Torfmoosen eine von den übrigen Laubmoosen ganz abweichende Verzweigungsweise, durch die von uns schon im Jahre 1897 ausgesprochene Meinung bestätigt wird, dass die Gattung *Sphagnum*

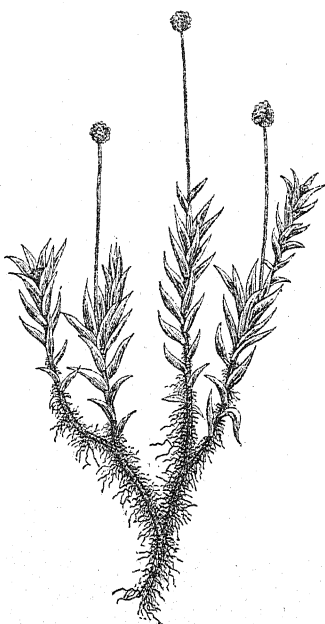


Fig. 88. *Aulacomnium androgynum*. Sterile Pflanze mit Brutkörpern auf den Pseudopodien. (Nach Schimper.)

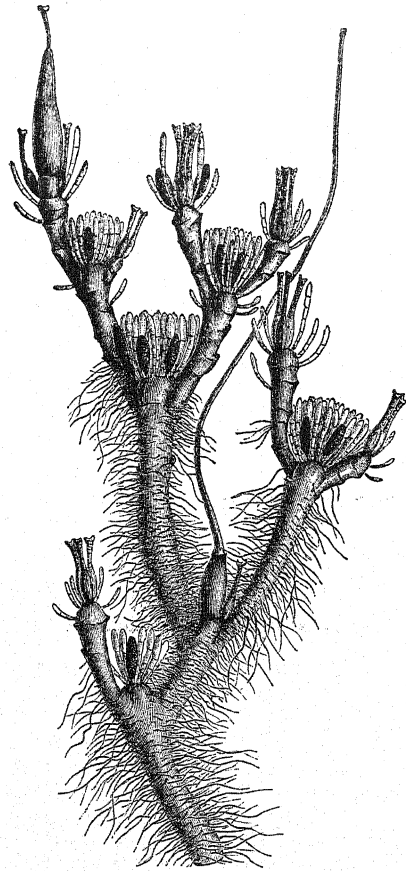


Fig. 89. *Amblyodon dealbatus*. Stämmchen nach der Beseitigung der Blätter, um die Disposition der männlichen und weiblichen Blüten zu sehen. (Nach Schimper.)

uns eigentlich einen selbständigen Archegoniatentypus im Umkreise der Muscineen darstellt und dass sie nicht einmal unter die Laubmoose eingereiht, sondern daneben gestellt werden sollte, wie die Lebermoose selbst. Die Gattung *Sphagnum* nimmt unter den Muscineen eine ähnlich isolierte Stellung ein, wie die Gattung *Equisetum* unter den Gefässkryptogamen.

Im Wesentlichen sind die Archegonien stets am Ende der Zweige gestellt, demnach auch die reifen Sporogone, nur mit dem Unterschiede, dass bei den pleurokarpen Laubmoosen das Archegonialästchen ganz kurz, knospenförmig, in der Achsel der Stammblätter befindlich ist. Das Sporogon ist dann an der Basis in die Blättchen der weiblichen Blüte (des verkürzten Ästchens) eingehüllt.

Die Archegonien und Antheridien sind von einer grösseren Anzahl häufig vergrösserter Blätter an den Ästchen verhüllt und eine solche Gruppe heisst in der Bryologie Blüte (Fig. 89b, 89c). Wenn sie bloss Antheridien enthält, so ist sie eine männliche Blüte, wenn ihr Inhalt aus Archegonien besteht, so heisst sie weibliche Blüte. Aber häufig (wie bei *Bryum bimum*) befinden sich in der Blüte Archegonien und Antheridien beisammen. Beide sind reich von feinen Haaren (Paraphysen) durchsetzt. Die weiblichen Blüten sind in der Regel schmaler und kleiner, also weniger auffallend, während die männlichen grösser, kugelig oder scheibenförmig zu sein pflegen. So besitzen grosse, auffallende Blüten die Gattungen: *Mnium*, *Philonotis*, *Polytrichum* u. a.

Es geschieht selten, dass die Antheridien einzeln zwischen den Blättern oder in den Blattachseln sitzen. Das *Sphagnum* hat eigentlich keine männlichen Blüten, weil es hier nur die cylindrischen beblätterten männlichen Zweige sind, welche zwischen den Blättern auseinandergestellte, langgestielte Antheridien tragen. *Fissidens bryoides* var. *gymnandrus* hat in

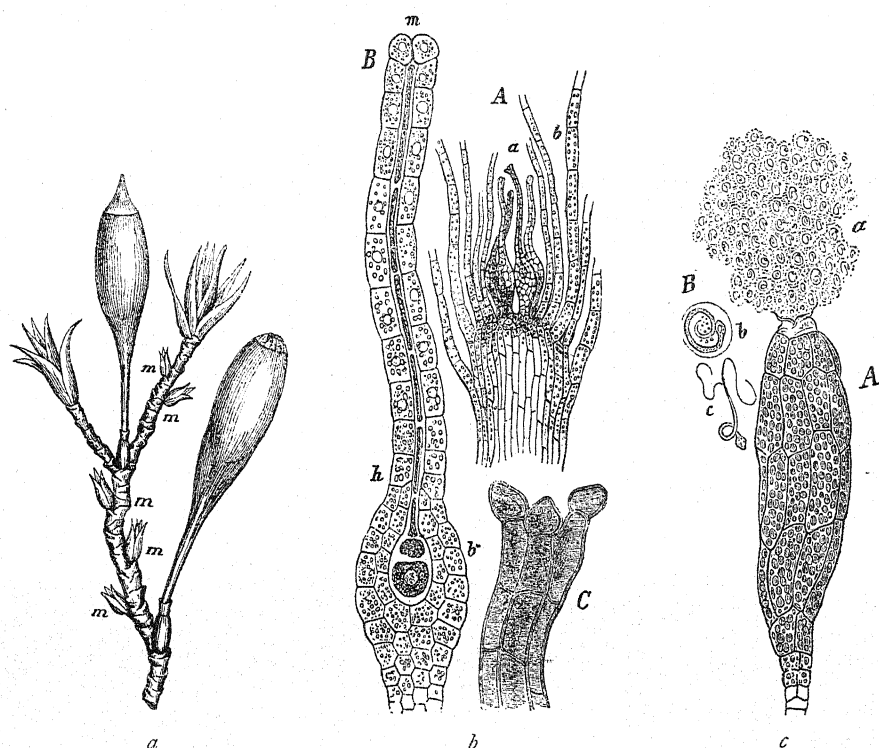


Fig. 89a. *Orthotrichum speciosum*. Die Zweige enden mit weiblichen Blüten (dann Sporogonien), die männlichen (m) sitzen in den Blattachsln. (Nach Schimper). — 89b. *Funaria hygrometrica*. A) Längsschnitt der weiblichen Blüte, a) Archegonien, b) Blätter. B) Archegonium, b) Bauch mit der Eizelle, h) Hals mit Kanalzellen, m) Mündung, noch geschlossen. C) Geöffnete Mündung des Archegoniums nach der Befruchtung. (Nach Sachs.) — 89c. *Funaria hygrometrica*. A) Aufplatzendes Antheridium, a) die Spermatozoiden. B) Spermatozoiden, b) im Bläschen, c) ein Spermatozoid von *Polytrichum*. (Nach Sachs.)

den Achseln der Stammblätter einzelne Antheridien mit einigen Paraphysen. Auch bei vielen Arten der Gattung *Webera* (so *W. polymorpha*) sitzen die Antheridien mit den Paraphysen in den Achseln der Hüllblätter unter der weiblichen Gipfelblüte. Daraus sehen wir also, dass die Antheridien nicht immer am Ende der verkürzten oder verlängerten Zweige stehen müssen, sondern dass sie an verschiedenen Stellen der Stämme und der Zweige entstehen können, dass sie also eine Eigenschaft haben, die wir allgemein bei den Lebermoosen beobachtet haben. Aus diesem Umstande, sowie daraus, dass auch in der weiblichen Blüte manchmal Antheridien beigemengt sein können, geht hervor, dass die Ansicht, als ob die männliche Blüte der Gattung *Polytrichum* eigentlich ein Komplex einiger Blüten sei, unrichtig ist.

Die Hüllblätter um die Gruppe von Antheridien und Archegonien an den Zweigen heißen Perichaetium. Die Hüllblätter sind gewöhnlich

von den anderen Stammblättern nicht bedeutend verschieden, nur bei einigen Laubmoosen bekommen sie eine besondere Gestalt, Grösse oder Färbung (*Philonotis*, *Mnium*, *Tetraphis*, *Polytrichum*, *Splachnum*, *Dicranella*). Am sonderbarsten sind sie entschieden bei der Gattung *Polytrichum* gebildet, wo sie einen breitblättrigen, becherähnlichen Kranz darstellen. Ja, bei dem *P. piliferum* ist dieses »Perigon« prächtig rot gefärbt, so dass hier die Blüte der Phanerogamen mit kolorierten Kronblättern getreu nachgeahmt wird.

Die männliche Blüte von *P. piliferum* erregt durch ihre Form und Farbe von Weitem Aufmerksamkeit und dennoch können wir in diesem Falle nicht sagen, dass diese Auffälligkeit den Zweck hat, Insekten herbeizulocken, denn diese besuchen die Blüten von *P. piliferum* nicht, da sie dort nichts zu suchen und zu finden haben. Dass die Hüllblätter hier und anderwärts zum Schutze der Antheridien dienen, darüber ist kein Zweifel; zu diesem Zwecke aber brauchen sie nicht auffallend gefärbt zu sein. Die Kronblätter der Phanerogamen schützen und umhüllen die Geschlechtsorgane ebenfalls und sind auch lebhaft gefärbt — hier jedoch, wie eine noch nicht bewiesene Theorie behauptet — zur Anlockung von Insekten. Die weiblichen Blüten der Lärche und Fichte glänzen auch in prächtigen Farben der Schuppen — und werden dennoch von Insekten nicht aufgesucht. Die Fruchtblätter der Gattung *Cycas* haben gleichfalls eine auffallende Färbung — ohne von Insekten besucht zu werden. Die Antheridien der *Charen* und *Nitellen* sind prachtvoll gefärbt und dennoch sehen wir nicht, dass Insekten sie aufsuchen würden.

Bei dem Laubmoose *Polytrichum piliferum* ist die Analogie der Phanerogamenblüte in jeder Beziehung bis in's Detail durchgeführt und weil hier auch die Idee der farbigen Krone angedeutet ist, wird in uns ein gewichtiger Zweifel an der Richtigkeit der beliebten Theorie in Betreff des Zweckes der Färbung und Gestaltung der Blumenkrone bei den Phanerogamen rege. Doch mit diesem Thema werden wir uns erst im dritten Teile dieses Werkes eingehender beschäftigen.

Die Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten an den Stämmchen und Zweigen ist bei den Laubmoosen sehr mannigfaltig, aber bei den Gattungen und Arten konstant, so dass dieselbe als systematischer Leitfaden dienlich ist. Bei den akrokarpn Laubmoosen endet die Hauptachse bald in eine männliche (*Amblyodon dealbatus*, Fig. 89), bald in eine weibliche Blüte (*Tortula laevipila*) und die Blüten des anderen Geschlechtes sitzen in Gestalt eines Dichasiums an den verlängerten Zweigen. Die *Orthotricha* haben ebenfalls eine dichasische Verzweigung; hier endet aber jeder Zweig in eine weibliche Blüte (dann in ein Sporogon), während die knospenartigen männlichen Blüten in den Blattachseln an den Zweigen sitzen (*O. speciosum*, Fig. 89a).

Die pleurokarpn Laubmoose haben in der grossen Mehrzahl ihre weiblichen Blüten und dann die Sporogone in den Blattachseln am Haupt-

stämmchen (so z. B. *Brachythecium velutinum*, *Eurhynchium*, *Amblystegium*, *Hypnum Crista castrensis* u. s. w.). Weil viele Laubmoose (*Hypnum*, *Polytrichum*) erst nach einem Jahre zum Sporogon ausreifen, so geschieht es bei vielen Arten, dass auf einer und derselben Pflanze absterbende alte, dann langsam reifende, grüne Sporogone und weibliche Blüten gleichzeitig gefunden werden. Es versteht sich von selbst, dass jedes dieser Stadien sich an dem, in dem betreffenden Jahre aufgewachsenen Stammgliede befindet.

Bei der Gattung *Andreaea* schliessen die weiblichen und männlichen Blüten das Stämmchen ab. Bei den einhäusigen Arten wachsen unter den Blüten 1—2 Ästchen, welche abermals mit einer Blüte endigen, so dass dann Blüten oder Sporogone in reichlichen Absätzen obereinander sitzen und die Ästchen die Gestalt von Dichasien oder Wickeln haben.

Die männlichen Blüten der Gattung *Sphagnum* sind umgeänderte, cylindrische Zweige in den oberen Stammbüscheln, die weiblichen Blüten haben die Form von Knospen und stellen ebenfalls die Veränderung eines der Büscheläste dar.

Die sonderbarste Einrichtung der Blütenorgane weisen die Gattungen der *Polytrichaceen* auf. Die Gattungen *Polytrichum* und *Pogonatum* sind zweihäusig und ihre männlichen Blüten, wie bereits erwähnt worden ist, gross, scheibenförmig, in grosse Blätter eingehüllt. Im nächsten Jahre treibt durch die Blütenmitte das Stämmchen, welches weiter wächst und normale Blätter trägt. Dann schliesst es abermals mit einer männlichen Blüte ab, was sich auch mehrere Jahre hindurch wiederholen kann, so dass ein langes, altes Stämmchen eben so viele Absätze zeigt, als es Jahre alt ist. Die Stämmchen sind hier, wie bekannt, einfach, unverzweigt.

Die Gattung *Catharinaea* bildet gar im ersten Jahre eine männliche Endblüte, welche im nächsten Jahre durchwächst, ein neues Glied bildet und mit einer weiblichen Blüte (sodann mit einem Sporogon) abschliesst, worauf nach der Verstäubung die ganze Pflanze abstirbt. Hier haben wir also den ganz absonderlichen Fall, dass dieselbe Pflanze im ersten Jahre männlich, im zweiten Jahre weiblich ist.

Von morphologischem Standpunkte aus brauchen wir in der Durchwachsung der Polytrichaceenblüten nichts gar so Besonderes zu suchen, denn wenn die Antheridien und Archegonien eine Trichombeschaffenheit an der Achse haben, so ist nichts Besonderes daran, wenn der Achsen-gipfel, der gewöhnlich in der männlichen Blüte unterdrückt wird, beim *Polytrichum* neuerdings weiter wächst.

Wie wir ebenfalls schon teilweise erwähnt haben, pflegen bei den zweihäusigen Laubmoosen die männlichen und weiblichen Pflanzen, was die Grösse und das Wachstum anbelangt, recht verschieden zu sein (*Dicranella*, *Bryum*, *Mnium* u. a.).

Die Blätter der Laubmoose sind stets einfach, von linealer bis rundlicher Form; sie sitzen auf dem Stämmchen immer abwechselnd,

niemals in Wirteln oder gegenständig. Ihre Insertion am Stämmchen ist quer oder ein wenig schief, stets bedeutend breit und nicht selten laufen die Blätter am Stämmchen flügelig weit herab (*Mnium*, *Bryum* u. a.). Ein Blattstiel oder Nebenblätter sind nicht entwickelt. Nur die Basis ist öfters schlauch- oder auch scheidentörmig und bei den Gattungen *Polytrichum* und *Bartramia* in eine besondere, von der Blattspreite, was die Form und Anatomie betrifft, sehr abgesonderte Scheide umgewandelt.

Die Blattspreite ist flach oder rinnenförmig, ganzrandig oder verschiedenartig gezähnt und oft bedeutend nach der Unterseite hin umgerollt (*Tortula*, *Desmatodon*), gewöhnlich in der ganzen Fläche einschichtig oder seltener in dem Vorderteile auch 2—3schichtig (*Grimmia*, *Coscinodon*). In dem Blattgewebe unterscheiden wir weder eine Epidermis noch andere Systeme. Auch Spaltöffnungen sind niemals entwickelt. Ebenso wenig finden wir an den Blättern Haare oder Schüppchen; nur bei einigen Gattungen kommen aus der Oberfläche der Zellwand haarförmige Auswüchse (Papillen) — z. B. bei *Tortula* — hervor oder es wölben sich auch Zellen an der Oberfläche (Mamillen, z. B. bei *Bartramia*). Hiedurch wird das Blatt glanzlos.

Die Blattzellen sind für die Gattungen und Arten sehr charakteristisch und bieten deshalb für die Systematik ausgezeichnete Merkmale. Ihre Form und Einrichtung entspricht durchaus dem Leben des Laubmooses. Fast immer saugen sie rasch und leicht Wasser ein, so dass ein getrocknetes und totes Laubmoos (im Herbar), wenn es in Wasser eingetaucht wird, augenblicklich Wasser aufnimmt und das Blatt dieselbe Turgeszenz und Gestalt erhält, wie sie zur Lebenszeit vorhanden war, was für das Studium der Laumoose am Herbarmaterial eine sehr wertvolle Eigenschaft ist. An der Basis sind häufig besonders grosse, aufgeblasene, dünnwandige Zellen ausgebildet, welche manchmal auch besondere Öhrchen an den Seiten hervorbringen (Flügelzellen). Diese Flügelzellen saugen nach dem Eintauchen das Wasser früher ein, als der übrige Teil des Blattes, so dass die Blätter im Wasser schnell von dem Stämmchen abspringen (*Dicranum*, *Didymodon*, *Barbula*, *Grimmia* u. a.). In dieser Beziehung macht einzig nur die Gattung *Schistostega* eine Ausnahme, dessen welke und trockene Blätter kein Wasser aufnehmen, wie denn Wasser überhaupt an deren Oberfläche gar nicht einmal adhaeriert.

Infolge der verschiedenartigen Ausbildung der Zellen im Blatte dreht sich das Letztere im trockenen Zustande auf mannigfaltige Weise, was ebenfalls einen guten systematischen Leitfaden abgibt.

Die Gestalt, Anatomie und Lage der Stammbblätter ist insgesamt der Aufbewahrung des Wassers durch den Einfluss der Adhaesion und Kapillarität dienstbar. Bei den Gattungen *Sphagnum* und *Leucobryum* sind sogar im Blatte eigene grosse, äusserlich mit Poren versehene Saugzellen entwickelt.

Wir finden in den Blättern auch alle Einrichtungen zur Verhinderung der Wasserverdunstung. Dies gilt namentlich von den auf Felsen

lebenden Laubmoosen (*Andreaea*, *Grimmia*, *Racomitrium*, *Coscinodon*, *Tortula*), welche ihren Wohnsitz auf den ausgebranntesten Felsen haben und im Sommer oft monatelang des Wassers entbehren, so dass sie wie lebenslos erscheinen. Solche Laubmoose wachsen insgesamt in Polstern und die Blätter schliessen mit einem hyalinen Haare ab, so dass das ganze Polster behaart aussieht. (Dieselbe Erscheinung, wie bei den behaarten Phanerogamenxerophyten.) Bei *Hedwigia* und *Racomitrium lanuginosum* ist nicht blos das lange Endhaar, sondern auch die ganze Blattspitze hyalin und am Rande bewimpert. Das gemeine Laubmoos *Bryum argenteum* hat eine silberweisse Färbung, infolge dessen, dass die Blattspitzen hyalin, trocken sind und auf diese Weise den lebendigen Gipfel des Stämmchens wie eine Mütze decken. Derartige Formen, welche im Feuchten oder im Schatten wachsen, haben keine solche Einrichtung, während an sonnigen und trockenen Standorten wachsende Formen weiss sind. In dieser Beziehung ist die Varietät var. *candidum* Vel. beachtenswert, weil sie rein weiss und gross ist und ausnahmslos an dem Sonnenbrande ausgesetzten, trockenen Kalkfelsen wächst.

Dem entgegen wurde auch beobachtet, dass haarige Laubmoose, wenn sie sich auf feuchten und schattigen Standorten befinden, die Behaarung verlieren, ja diese Eigenschaft wird auch erblich, so dass auf diese Weise besondere Varietäten entstanden (*Grimmia leucophaca* var. *epilosa* Warnst.) sind.

Die Blattspreite durchläuft gewöhnlich eine einfache Mittelrippe, welche nur bei einigen Laubmoosen an der Basis gespalten ist. Häufig ist die Spreite rippenlos (so durchweg bei der Gattung *Sphagnum*). Das Rippengewebe ist in verschiedene Elemente bedeutend differenziert und von dem Gewebe der Spreite sehr gesondert. Manchmal läuft die Rippe aus dem Blatte in ein mächtiges, hyalines Haar aus. Bei vielen Gattungen pflegt die Rippe überaus kräftig zu sein, so dass sie eigentlich

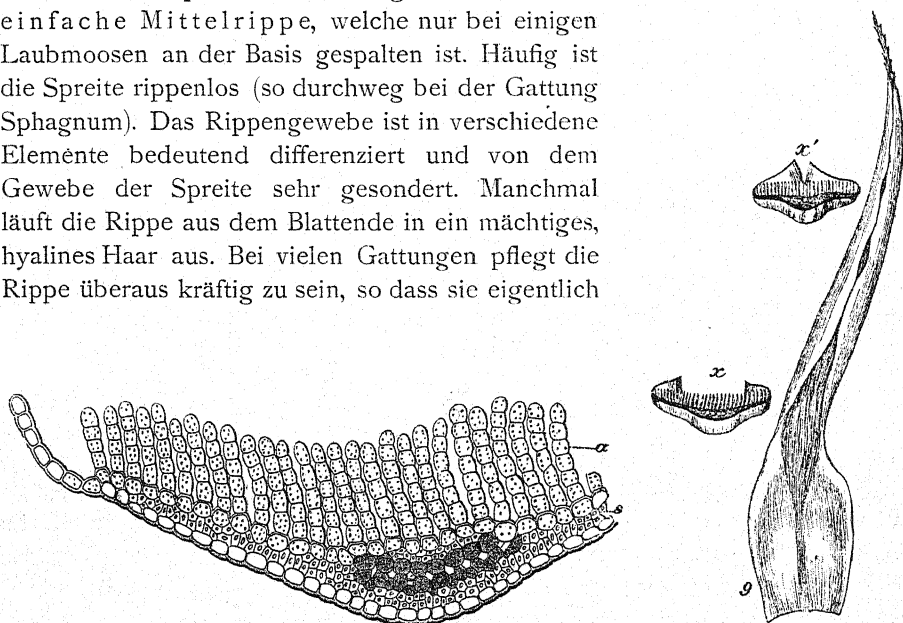


Fig. 90. *Polytrichum commune*, Blattquerschnitt, a) grüne Lamellen, s) Blattspreite (nach Strasburger). g) *P. juniperinum*, ein Blatt (nach Schimper).

die ganze Spreite ausfüllt und von derselben nur unbedeutende, schmale Laminastreifen an den Seiten der Rippe erübrigen (*Dicranum*, *Campylopus*, *Polytrichum* u. a.). Auf der Unterseite derselben kommen auch manchmal Furchen und schwache Rippchen vor (*Campylopus*, *Dryptodon*).

Eine eigenartige und sonderbare Einrichtung finden wir an der Oberseite der Rippe bei den Gattungen *Polytrichum*, *Pterygoneurum* und *Crossidium*.

Die Blattrippe der Gattung *Polytrichum* (Fig. 90) ist mächtig, fast das ganze Blatt ausfüllend. Auf seiner Oberseite befinden sich einschichtige, viel Chlorophyll enthaltende Längslamellen. Bei der Art *P. juniperinum* sind diese Lamellen mit blassen, häutigen Blatträndern verdeckt. Dieses komplizierte Organ ist nicht nur einer reichen Assimilation, sondern auch der Wasseraufsaugung und -Erhaltung dienstbar, wie es in neuester Zeit

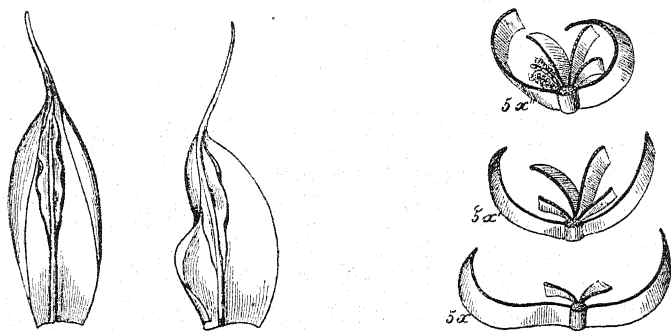


Fig. 91. *Pterygoneurum cavifolium*, Blätter mit Lamellen, 5x', x'') deren Durchschnitte. (Nach Schimper.)

von Goebel dargelegt wurde. In morphologischer Hinsicht erblicken wir darin nichts Anderes, als Trichomemergenzen, geradeso wie bei den folgenden zwei Gattungen.

Bei der Gattung *Pterygoneurum* (Fig. 91) bilden sich unter dem Blatende ähnliche 2 oder 4 Lamellen, welche dem gleichen Zwecke dienen. Das Blatt ist hier kahnförmig ausgehöhlt und mit den Rändern nach Innen eingebogen, so dass die Lamellen durch diese Ränder geschützt sind.

Die Gattung *Crossidium* (Fig. 92) hat ähnliche Blätter wie die vorige und gleichfalls mit einem langen Haare versehen. Die Rippe ist in der Spreite unter dem Ende stark verdickt und trägt auf der Verdickung eine Masse von grünen Haaren oder einfachen (manchmal auch geteilten) Stacheln. Auch hier schützt der hyaline, einwärts gebogene Blattrand das beschriebene Organ vor der Verdunstung. Diese und die vorher angeführte Art sind ausgesprochene Xerophyten.

Eine ähnliche Einrichtung wie bei der vorangehenden Gattung haben auch die Blätter der Gattung *Aloina*. Dieselben sind sehr steif und an

der Spitze hacken- oder kappenförmig eingezogen und haarlos. Auch die hyalinen, häutigen Ränder biegen sich einwärts und bedecken das Assimilationsorgan.

Eine ungewöhnliche Form haben die Blätter der Gattung *Fissidens* (Fig. 82). Hier stehen sie in zwei Reihen und da sie quer inseriert sind, so umfassen sie mit ihrer breiten Scheide das Stämmchen. Die Rippe verbreitert sich auf dem Rücken der Scheide in eine geflügelte Spreite, welche hoch über der Scheide breiter wird, so dass es den Anschein hat, als ob das Blatt mit seiner Spreite vertikal zum Stämmchen stehen würde. Dass dies nur eine spreitenförmig verbreiterte Rippe ist und dass das eigentliche Blatt die scheidenartige Basis darstellt, geht aus dem Umstande hervor, dass wir bei einigen Arten (*F. tamarindifolius*) an der Stammbasis tatsächlich flache oder ausgehöhlte, quer an der Achse aufsitzende und überhaupt keine vertikale Blattspreite besitzende Blätter vorfinden. Oberhalb dieser Blätter finden allmähliche Übergänge statt, wo zu sehen ist, wie die Rippe aus dem Blatte hervortreten und sich in eine Blattspreite zu vergrössern anfängt. Die Blätter der Gattung *Fissidens* sind eine auffallend getreue Analogie der reitenden Blätter der Gattung *Iris*.

Häufig sind auf einer und derselben Moospflanze die Blätter in Form und Grösse verschieden, unten am Stämmchen sind sie ganz klein, oben gross und breit. Besonders auffallend ist diese Erscheinung bei der schönen Art *Rhodobryum roseum*. In der Abteilung der *Hypnaceen* pflegen die Blätter in der Regel auf dem Hauptstämmchen und auf den Ästen von verschiedener Gestalt zu sein. Die bedeutendste derartige Differenzierung finden wir bei der einheimischen Art *Hypnum Haldanianum* Grev., wo die Blätter des Hauptstämmchens sichelförmig und einseitig eingebogen, die Blätter an den Zweigen aber gerade und allseitig vorkommen.

C. Müller (l. c.) beschreibt in den Achseln der Gattungen *Andreaea*, *Sphagnum* und *Fontinalis* vorkommende unbedeutende Keulenhaare, welche einfach gegliedert sind und mit einer grösseren Zelle enden. Sie sollen auch bei anderen Laubmoosen vorkommen; über deren Bedeutung ist jedoch nichts be-

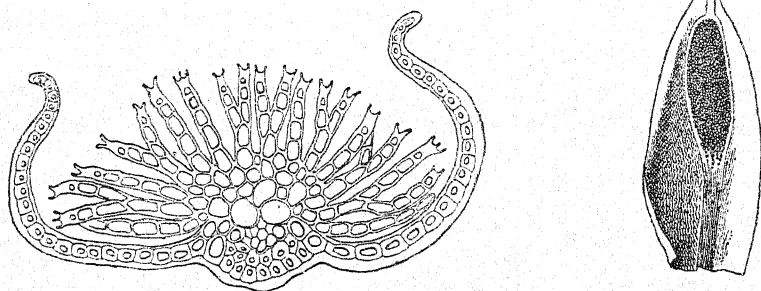


Fig. 92. *Crossidium griseum*, b) Blatt, dasselbe im Durchschnitt (links). (Nach Limpricht.)

kannt. Unserer Meinung nach erinnern diese Keulenhaare lebhaft an die Haare und Schüppchen (*squamulae intervaginales*) in den Achseln der wasserliebenden Phanerogamen.

An den Stämmchen zwischen den Blättern entstehen häufig eigenartige haarige Auswüchse, sogenannte Paraphyllien, welche bald einfach, bald unregelmässig verzweigt, manchmal einfach, manchmal mehrreihig gegliedert, ja zuweilen auch in die Fläche schuppig verbreitert sind. Sie enthalten viel Chlorophyll. Manchmal wachsen sie auch aus den Blattbasen heraus. Gewöhnlich kommen sie in Menge dort vor, wo kein oder wenig Wurzelfilz vorhanden ist. So hat z. B. *Hylocomium splendens* keinen Wurzelfilz, aber viel Paraphyllien. Dieselben sind überhaupt bei den Gattungen *Hylocomium*, *Hypnum*, *Thuidium* u. a. Verwandten verbreitet. Die biologische Bedeutung der Paraphyllien wird dahin erklärt, dass sie, ebenso wie der Wurzelfilz zur Aufbewahrung und Aufsaugung des Wassers und ausserdem zur Unterstützung der Assimilation dienen. Morphologisch stehen sie auf derselben Stufe, wie die Protonema- (oder Wurzel-) fäden, nur mit dem Unterschiede, dass sie ein beschränktes Wachstum haben.

Die anatomische Zusammensetzung des Stämmchens ist bei den Laubmoosen zumeist ziemlich mannigfaltig und vollkommen. In den meisten Fällen befindet sich am Umfange des Stämmchens ein Gewebecylinder, welcher aus gewöhnlich farblosen, sehr dickwandigen Zellen von unbedeutender Helligkeit besteht. Den grössten Teil des Stämmchens füllt ein dünnwandiges Parenchym aus. An der Aussenseite des festen Cylinders pflegt bei einigen Laubmoosen eine Schicht (*Meesea*) oder auch mehrere Schichten von dünnwandigen Zellen auf die Art einer Epidermis entwickelt zu sein. Bei einigen Arten der Torfmoose (*Sphagnum cymbifolium* und Verwandten) bildet diese Schicht ein ganzes System dünnwandiger, saugender Zellen, welche, wie ein Waschwisch, das Stämmchen umhüllen. Weder hier noch dort, wo jene Zellen nur eine Schicht bilden, kann man dieselben als wahre Epidermis im Sinne der Epidermis am Sporogon ansehen, denn Gestalt, Zusammensetzung und Funktion derselben sind verschieden.

Die Torfmoose sowie viele andere Laubmoose haben im Stamm-parenchym keine Centralstränge, überhaupt kein differenziertes Gewebe. Dagegen findet sich bei einer grossen Anzahl von Laubmoosen in der Mitte des Stämmchens ein Streifen differenzierten Gewebes, der sogenannte Centralstrang. In dem einfachsten Falle ist es ein Streifen einrörmiger, prosenchymatischer, gestreckter Zellen (*Mnium*). An den Wänden derselben ist keine besondere Struktur wie bei den höheren Gefässpflanzen in den Gefässbündeln zu sehen. Sie dienen zur Leitung des Wassers. Eine Schutzscheide findet sich nirgends vor.

Viel zusammengesetztere Verhältnisse kann man an dem Centralstrang des Stämmchens bei den Gattungen der *Polytrichaceen*, so insbesondere bei den Gattungen *Polytrichum* und *Catharinaea* beobachten. Hier

lässt sich ein System eines prosenchymatischen, zur Wasserleitung bestimmten Gewebes, dann ein anderes System dünnwandiger, verlängerter, Eiweiss und Stärke enthaltender Zellen unterscheiden. Das erstere System stellt uns also ein unvollkommen entwickeltes Xylem, das zweite ein Phloëm im Sinne der höheren Pflanzen vor. Ja, in dem Phloënteil unterscheidet man auch weiltumige Zellen, welche an die Siebröhrenglieder erinnern.

Aus dem Angeführten geht deutlich hervor, dass wir bei den Laubmoosen die ersten Spuren der Entwicklung von Gefässbündeln vorfinden, welche dann durchweg bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen eine konstante Erscheinung sind. Unger hat im J. 1861 zuerst auf diese Eigenschaft der Laubmoose hingewiesen.

Die Differenzierung der Gewebe und namentlich des Centralstranges erfährt eine noch höhere Entwicklung in dem Sporogonium der Laubmoose als wahrer gefässtragender Generation, wie wir bereits früher auseinandergesetzt haben.

Die ungeschlechtliche Vermehrung der Laubmoose.

Wenn wir dieses Kapitel vollständig erschöpfen wollten, so würde es sehr umfangreich werden. Die hieher einschlägigen Erscheinungen sind in morphologischer und biologischer Beziehung ebenso wie bei Phanerogamen sehr belehrend. Im Ganzen kann man überall die Regel verfolgen: Wenn ein Laubmoos in einer Gegend bloß steril vorkommt, so hat es gewiss irgend eine Art ungeschlechtlicher Vermehrung als Ersatz für den Verlust der Geschlechtlichkeit.

Wie bei den Lebermoosen, so kommen auch bei den Laubmoosen viele Arten vor, welche in einigen Gegenden, ja in ganzen Ländern, stets steril sind. Für die Länder Europas führen wir in dieser Beziehung als Beispiel an: *Dicranum flagellare*, *D. fragile*, *D. viride*, *Orthotrichum Lyellii*, *Leucodon sciuroides*, *Zygodon viridissimus*, *Thuidium abietinum*, *Neckera complanata*, *Plagiothecium elegans*, *Hypnum rugosum*, *H. Lindbergii*, *Cylindrothecium concinnum*.

Zahlreiche Arten der Gattung *Orthotrichum* sind durchweg fruchtend, nur die Art *O. Lyellii* ist in der Regel steril und bildet dieselbe an den Blättern eine Menge von Vermehrungskörpern. In ähnlicher Weise verhält sich die Gattung *Neckera*, deren Art *N. complanata* immer steril ist, jedoch eine reichliche Vermehrung durch dünne Ausläufer aus dem Stämmchen besitzt. Das Gleiche finden wir bei *Plagiothecium elegans*.

Tortula papillosa ist stets und allgemein steril und nach De Bary verkümmern überhaupt die Geschlechtsorgane. Man sagt, dass sie im Jahre 1884 mit entwickelten Sporogonien in Australien gefunden worden sei.

Correns zählt z. B. auf, dass nur drei zwittrige Laubmoosarten der heimischen Flora vegetative Brutorgane hervorbringen, von den einhäusigen aber 12, und von den zweihäusigen 95 Arten sich vegetativ ver-

mehren. Correns bietet weiter in seiner Arbeit eine eingehende Einteilung aller Fälle der vegetativen Vermehrung bei den Laubmoosen.

Die einfachste Kategorie der ungeschlechtlichen Vermehrung ist der Fall, wo jeder zerbrochene oder abgebrochene Stammteil oder abgebrochenes Blatt zu einer neuen Moospflanze aufzuwachsen vermag. Wenn auf dem Bruchstück ein Vegetationsgipfel vorhanden ist, so wächst sie durch denselben weiter; ist dies nicht der Fall, so bilden sich aus dem Stämmchen Adventivknospen, aus denen neue Stämmchen treiben.

Fast überall wachsen an den abgebrochenen Teilen (ja es wurde dies sogar an abgebrochenen Sporogonen beobachtet) neue Protonemafäden, welche sich wie das aus einer Spore aufgekeimte Protonema vermehren.

Manche Laubmoose sind sehr brüchig, so dass sie auch bei leichter Berührung in Stücke zerfallen, welche allerdings wieder von Neuem aufwachsen. Beispielsweise führen wir in dieser Beziehung an: *Dicranum fragile*, *Andreaea crassinervia*, *Webera albicans*, *W. cruda*, *Campylopus flexuosus*, *C. Schimperii*. Bei anderen Arten brechen bloss ganze Blätter leicht ab, z. B. bei *Dicranodontium longirostre*, *Campylopus fragilis*, *Dicranum montanum*. Häufig sind nur die Blattspitzen leicht brüchig, wie z. B. bei *Tortella fragilis*, *T. tortuosa* (namentlich bei einer Varietät), *Dicranum viride*, *Grimmia fragilis*, *Trichostomum nitidum*, *Barbula sinuosa*.

An den Stämmchen in den Blattachsen wachsen manchmal eigenartige, kleinblättrige, leicht abbrechbare Ästchen hervor, welche ebenfalls zur vegetativen Vermehrung dienen.

Ein Beispiel haben wir an *Dicranum flagellare*. In den Blattachsen bilden sich ferner leicht abfallende Knospen mit den ersten, bereits angelegten Blättchen. Solche finden wir bei vielen Arten der Gattung *Webera*, so bei *W. annotina*, *W. commutata*, *W. proligera*.*) Manchmal bildet auch das gemeine *Bryum argenteum* eine Menge von abfallenden Achselknospen, wenn es bloss im sterilen Zustande vorkommt. *Leucodon sciuroides*, ein bei uns häufig vorkommendes aber selten fruktifizierendes Laubmoos, vermehrt sich ebenfalls durch axilläre, abfallende Knospen und Ästchen; ausserdem bildet es aber an den Blättern kleine Zellkörper, an denen es wie bestäubt aussieht.

Derjenigen Arten, welche in den Blattachsen und an den Blättern verschiedenartige, fadenförmige, zerfallende Auswüchse bilden, gibt es endlich eine grosse Anzahl. Diese Fäden (von Trichom- oder Protonemabeschaffenheit) sind entweder einfach oder verästelt, entweder gegliedert, oder vielzellig, manchmal übergehen sie in keulenförmige oder kugelige, mehrzellige Gebilde.

Hierher gehört das bekannte, bei uns gewöhnlich sterile Laubmoos *Aulacomnium androgynum*, welches durchweg eigenartige Pseudopodien

*) Bei der Letzteren sind sie bedeutend verlängert, was Limpricht zu der Vermutung verleitet hat, dass es haarförmige Auswüchse sind.

bildet, gleichsam blattlose Verlängerungen der Zweige. Am Ende des Pseudopodiums bilden sich mehrzellige, grünliche Körperchen, welche sich in einen runden Endkolben zusammensetzen (Fig. 88).

Interessant ist es, dass die bekannte *Tetraphis pellucida* an den Standorten, wo sie nicht fruktifiziert, überall mehrzellige Körperchen im Inneren der Becher an den Ästchen, wo sich sonst Antheridien bilden, hervorbringt. Es sind dies also eigentlich abortierte männliche Blüten, in denen sich die Paraphysen in Brutkörper verwandelt haben. Es ist gewissermassen eine Vergrünung der männlichen Blüten, wie Schimper richtig bemerkt hat.

An den Blättern bilden sich Zellkörper von verschiedener Form bei den Arten: *Orthotrichum Lyellii*, *Tortula papillosa*, *Grimmia trichophylla*, *G. torquata* u. a. In den Blattachseln sehen wir Fädenbüschel bei: *Plagiothecium elegans*, *Zygodon viridissimus*, *Encalypta contorta*. Der auf Mauern häufig vorkommende *Didymodon luridus* bildet an der Variätet var. *cordatus* in den Achseln Fädenbüschel, welche am Ende mehrzellige Kügelchen tragen. Dasselbe kommt auch bei *D. rigidulus* und einigen Arten von *Barbula* vor.

In den Blattachseln des *Bryum erythrocarpum* sehen wir grosse, kugelige, vielzellige Körper von zuletzt scharlachroter Farbe, so dass sie Himbeeren ähnlich sind. Diese Körper würde ich aber nach der Analogie bei den Arten der Gattung *Webera* als verwandelte Achselknospen ansehen.

Plagiothecium Roseanum ist in der Regel reichlich fruchtend. Es kommt aber in Hainen, an feuchten, schattigen Orten eine Varietät mit dünnen, kleinblättrigen Ausläufern (var. *gracile* Breidl.) vor, welche der normalen Pflanze gar nicht ähnlich ist. Diese Varietät ist immer steril und hat sich auch schon eine ungeschlechtliche Vermehrung besorgt, denn sie bringt kleine, vierzellige Körper an der Basis und in den Achseln der Blätter hervor.

Schon im Protonemastadium können sich manche Moose ungeschlechtlich vermehren, indem die Protonemafäden in einzelne Zellen zerfallen, welche im Wasser weit fortgeschwemmt werden und zu neuen Protonemagenenerationen aufkeimen. Es ist beachtenswert, dass diese Vermehrungsweise eigentlich gleich mit der Bildung der sogenannten »Oidien« am Mycelium der Basidiomyceten ist.

Die Grösse der Laubmoose.

Die Laubmoose treten in der übrigen Vegetation nicht so sehr durch ihre Grösse als vielmehr durch ihr massenhaftes Auftreten hervor. In unseren Wäldern bedecken häufig blos einige Arten Flächen von der Ausdehnung einiger Kilometer, wie dies z. B. namentlich bei *Hypnum Schreberi*, *H. cupressiforme*, *Hylocomium splendens*, *H. squarrosum*, *H. triquetrum* der Fall zu sein pflegt. In Sümpfen dominieren wiederum die *Sphagna*,

Harpidia, *Gymnocybe* u. a. Durch diese Kollektivität, die ausgiebige Wasseraufhaltung und Bewässerung der Umgegend spielen sie eine grosse Rolle in der Entwicklung der Phanerogamenvegetation. Doch über dieses Thema können wir uns hier nicht weiter auslassen.

Unter den akrokarpischen Laubmoosen finden wir die stattlichsten Arten in den Gattungen *Mnium*, *Dicranum*, *Polytrichum*, *Racomitrium*, wo bis 20 cm hohe Exemplare (das Sporogon nicht eingerechnet) keine Seltenheit sind. Durch den stattlichsten Wuchs und das grösste Sporogon ragt unter allen Laubmoosen die Gattung *Polytrichum* hervor. Schon unser *P. commune* erreicht an nassen Stellen in den Wäldern samt dem Sporogon die Höhe von bis 60 cm. Wahre Laubmoosriesen sind aber die Arten *P. afro-robustum* Besch. und *P. alticaule* C. M., wovon das erstere in Madagaskar, das andere in Brasilien seine Heimat hat. Auch die in Chile einheimische Gattung *Dendrologotrichum* ist durch grosse Dimensionen ausgezeichnet. Es ist ohne Zweifel bemerkenswert, dass gerade *Polytrichum* als höchstorganisierter Laubmoostypus auch durch seine Grösse alle anderen Laubmoose übertrifft.

Die pleurokarpischen Laubmoose sind im Ganzen immer von grösseren Dimensionen. Von unseren europäischen erreichen eine bedeutende Grösse *Hylocomium triquetrum*, *H. loreum*, *Fontinalis antipyretica*, *Hypnum rugosum*, *Plagiothecium undulatum* u. a.

Eine grosse Anzahl von Laubmoosen haben kleine Dimensionen, ja manche sind von zwerghafter Gestalt. So stellen manche Arten der *Phasceen*, wie *Ephemerum serratum*, *Acaulon triquetrum*, *Sporledera* Knospen von ca 1 mm Grösse vor. *Fissidens exilis* ist nur 1—2 mm hoch. Die *Seligerien* sind dem unbewaffneten Auge fast gar nicht erkennbar und zeigen sich makroskopisch nur als ein grüner Felsenüberzug. *S. Doniana* z. B. erreicht samt den Blättern und dem Sporogone kaum die Höhe von 1 mm.

Unter den pleurokarpischen Laubmoosen finden wir die kleinsten Formen in der Gattung *Amblystegium*, *A. confervoides* bildet ungemein zarte, fest an den Felswänden hinkriechende Fäden.

Die Laubmoose sind eine getreue Analogie der Phanerogamen.

Bisher haben wir bei unseren Auseinandersetzungen über die Laubmoose, die in der Bryologie üblichen Bezeichnungen: »Blatt, Blüte, Kelch, Rhizom, Stämmchen« angewendet. Es ist aber jetzt notwendig hervorzuheben, dass keines der so bezeichneten Organe mit den bei den Phanerogamen auf dieselbe Weise benannten Organen homolog ist.

Wir haben bereits genügend klar gemacht, dass das beblätterte Stämmchen des Laubmooses dem beblätterten Phanerogamenstengel nicht entspricht, weil jenes die erste und dieser die zweite Generation darstellt.

Wir haben bewiesen, dass dem beblätterten Stengel bei den Phanerogamen eigentlich das Laubmoosporogonium entspricht. Das beblätterte Stämmchen ist eigentlich ein in eine Achse und Blätter gegliedertes Algenlager und als solches kann es überhaupt mit dem beblätterten Phanerogamenstengel gar nicht verglichen werden.

An der Typenreihe: *Marchantia*, *Blasia*, *Plagiochila*, *Calobryum*, *Schistostega*, *Mnium*, *Polytrichum*, *Hypnum* sieht Jedermann deutlich, wie aus dem flachen Algenlager das beblätterte Laubmoos entstanden ist.

Die Blätter der Laubmoose sind Phanerogamenblättern nur annähernd ähnlich; anatomisch und morphologisch stimmen sie mit ihnen in keiner Beziehung überein. Auch das Stämmchen entspricht keineswegs der morphologischen und anatomischen Zusammensetzung ähnlicher Organe bei den Phanerogamen. Dass die »Kelche« und »Blüten« der Laubmoose mit den Kelchen und Blüten der Phanerogamen nichts homologes gemeinsam haben, brauchen wir vielleicht gar nicht zu erwähnen.

Trotz alledem aber kann nicht geleugnet werden, dass die Morphologie der Phanerogamen der morphologischen Zusammensetzung der Laubmoose auffallend entspricht. Wir finden hier fast alle morphologischen Prinzipien ähnlich durchgeführt: die Stellung der Blätter, das Aufwachsen der Stämmchen, die kriechende Rhizome, die axilläre Verzweigung, die Sympodien. Die »Blüten« des Laubmooses enthalten im Wesentlichen ähnliche Geschlechtsorgane wie die Blüten der Phanerogamen.

Hieraus schöpfen wir die Erkenntnis, dass in den Laubmoosen eine getreue Analogie der Phanerogamen durchgeführt ist. Das Blatt, das Stämmchen, die Blüte, der Kelch sind zwar den bei den Phanerogamen ebenso benannten Organen nicht homolog, aber analog. Morphologisch sind sie verschieden, aber biologisch gleich, denn sie dienen gleichen Funktionen.

Wenn wir aber erwägen, wie getreu diese Analogie durchgeführt ist, so gelangen wir wieder zu dem bereits früher ausgesprochenen Grundgedanken, dass die Pflanzenorgane jede beliebige Gestalt anzunehmen vermögen, sie mögen welche morphologische Bedeutung immer haben, oder mit anderen Worten: dieselbe Form kann aus welchen Komponenten immer aufgebaut werden. Oder: in dem organischen Stoffe des Pflanzenreiches sind latente morphologische Programme enthalten, welche sich auf jedem beliebigen Organe verkörpern können. Diese Verkörperung wird durch die Lebensbedingungen hervorgerufen.

Die bewunderungswerte Analogie der Laubmoose mit den Phanerogamen hat auch erfahrene Botaniker auf Abwege gebracht. Manche von ihnen haben einfach die analogen Organe der Laubmoose mit den betreffenden Organen der Phanerogamen identifiziert, andere haben über dieselben nicht einmal Betrachtungen angestellt und noch andere (in der neuesten Zeit) gelangten zu dem Schlusse, dass überhaupt gar keine Generationen existieren.

Wenn wir aber den Zusammenhang der Generationen bei den Archegoniaten und Phanerogamen leugnen wollten, so würde die vergleichende Pflanzenmorphologie überhaupt ein Ding der Unmöglichkeit werden.*)

D) Gefässkryptogamen (Cryptogamae vasculares).

1. Der Vorkeim (das Prothallium) als geschlechtliche Generation.

Aus der Spore der Gefässkryptogamen keimt das *Prothallium*, welches die Geschlechtsorgane: Antheridien und Archegonien trägt. Die aus den Antheridien hervorgekommenen Spermatozoiden befruchten die Eizelle im Archegonium. Das Produkt dieser Kopulation ist der Embryo, welcher sich aus der Eizelle entwickelt und dann aus dem Prothallium als junges, beblättertes Pflänzchen emporwächst.

Für das Leben der Gefässkryptogamen hat das Prothallium blos dadurch eine Bedeutung, dass in demselben die geschlechtliche Kopulation stattfindet. Nach Vollbringung dieser Aufgabe verschwindet demnach auch das Prothallium. Infolge dessen ist also auch das Leben des Prothalliums ein kurzes, da die Pflanze ihr eigentliches Leben erst in der zweiten Generation, nämlich in der Gestalt des beblätterten Stammes durchmacht. Der keimende Embryo (Fig. 93) saugt in seiner zarten Jugend auch Ernährungsstoffe aus dem Prothallium, wodurch er zur baldigen Vernichtung des Lebens des Letzteren beiträgt.***) Nur in jenen Fällen, wo sich kein Embryo entwickelt, kann das Prothallium längere Zeit hindurch vegetieren; ja Goebel hat beobachtet, dass die Prothallien der Gattung *Osmunda* auch mehrere Jahre lang leben können, indem sie zu bandförmigen, frondosen Lebermoosen ziemlich ähnlichen, bis 4 cm langen Lagern aufwachsen.

Die Gestalt und sonach auch die Morphologie der Prothallien sind sehr einfach und bieten in keiner Beziehung etwas Interessantes. Sie erreichen gewöhnlich keine grösseren Dimensionen; die grössten pflegen beiläufig 1 cm im Durchmesser zu haben. An das Substrat sind sie mit feinen Rhizoiden befestigt, welche meistens einzellig sind; nur bei den Gattungen *Danaea*, *Cyathea*, *Botrychium* kommen auch gegliederte Rhizoide vor. Bei den männlichen Prothallien der heterosporischen Gattungen und bei den weiblichen Gattungen *Azolla* und *Salvinia* entwickeln sie sich überhaupt nicht.

*) Die hier ausgesprochenen Ansichten habe ich in gleichlautender Weise bereits im Jahre 1891 in der Zeitschrift »Živa« und zum zweitenmale in meinem Werke »Laubmoose Böhmens« im J. 1897 publiziert.

**) Von den saprophytischen Prothallien der Gattung *Botrychium* wird gesagt, dass sie in Verbindung mit den jungen Pflänzchen mehrere Jahre ausdauern.

Das Prothallium als geschlechtliche Generation gleicht dem Thallus der frondosen Lebermoose, welchem, namentlich bei den Farne, es auch ziemlich ähnlich ist. Bisher wurde noch niemals die Beobachtung gemacht, dass sich das blattartige Prothallium der Farne in ein Stämmchen und seitliche Blattabschnitte geteilt hätte, wie es bei den frondosen Lebermoosen vorkommt. Diese morphologische Differenz wäre auch für das Prothallium überflüssig, da sein Leben so sehr kurz ist. Die Prothallien der Farne pflegen durch einen Mittelstreifen (dort, wo sich an der Unterseite die Rhizoide befinden) in zwei Lappen oder wenigstens in 2 gleiche Hälften symmetrisch geteilt zu sein. Nach Sadebeck bildet es

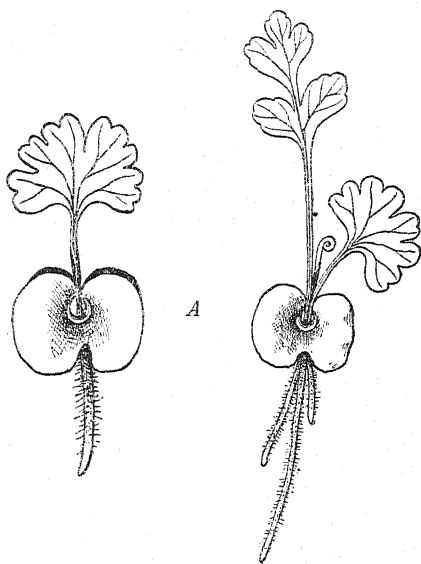


Fig. 93. *Asplenium violascens*. Links Keimpflanze mit erstem, aus dem Prothallium hervortretendem Blatte, rechts älteres Stadium. (Original.)

bei *Polypodium obliquatum* 1.5 cm lange und 1 cm breite Bändchen. Häufig jedoch haben sie eine überhaupt unregelmässige und unsymmetrische Gestalt. Sie sind (Fig. 93) sattgrün, glatt oder auch an der Oberfläche mit scharfen Härchen besetzt; durchweg einschichtig, nur im Mittelstreifen mehrschichtig. Eine abweichende Gestalt haben die Prothallien der Farne: *Hymenophyllum*, *Trichomanes*, *Acrostichum*, *Ophioglossum* und *Botrychium*.

Die Prothallien der Gattung *Hymenophyllum* sind flach, unregelmässig gelappt. Einzelne sterile Lappen können sich in lange Bänder verlängern und wenn die embryotragenden, basalen Teile abgestorben sind, können sie auch weiter wachsen und perennieren.

Die Prothallien von *Trichomanes* sind erstaunlicherweise in Gestalt von vielfach verzweigten, gegliederten Fäden (Fig. 94) entwickelt, welche lebhaft an das Protonema der Laubmoose erinnern. Auf besonderen Ansätzen sitzen dann an einigen Archegonien und an anderen Antheridien.

Auch das aus der Spore aufgekeimte Prothallium der Gattung *Acrostichum* (Fig. 95) hat die Gestalt eines einfachen, gegliederten Fadens. Diese Gestaltung des Prothalliums ist eine atavistische Erscheinung, da sich in derselben fädige Algenformen äussern; wir haben es also hier mit einem noch niedrigeren Typus zu tun, als es das flache Lager der Lebermoose ist.

Die Prothallien der Familie der *Ophioglossaceen* wurden bisher nur in sehr geringem Masse beobachtet (Mettenius, Hofmeister, Lang, Jeffrey). Sie haben die Gestalt von kugeligen, kleinen, nicht grünen

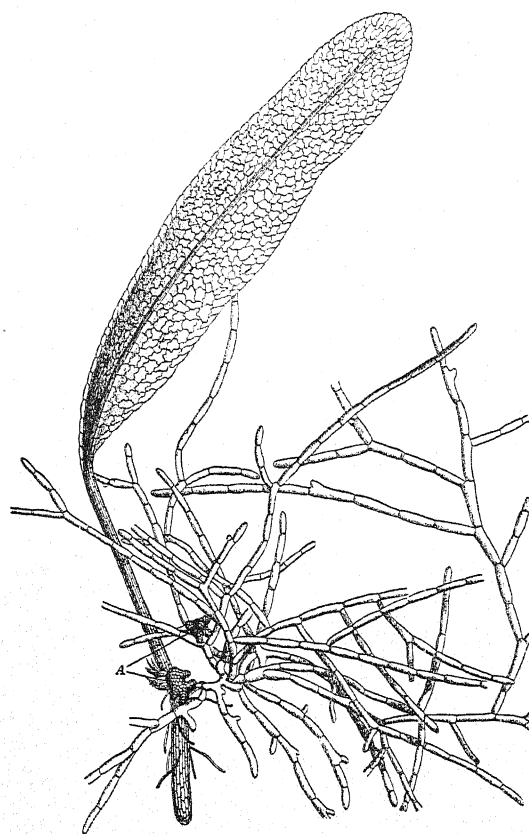


Fig. 94. *Trichomanes rigidum* Sw. Junge Keimpflanze, welche aus dem mehrzelligen Antheridien und Archegonien tragenden Knoten (A) hervortritt und noch mit dem fadenförmigen Prothallium zusammenhängt. (Nach Goebel.)

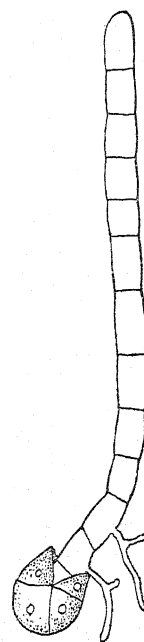


Fig. 95. *Acrostichum petatum*. Keimendes fadenförmiges Prothallium mit noch aufsitzendem Sporangium. (Nach Goebel.)

Knollen, welche im Humus eingebettet saprophytisch leben. Bei einigen von ihnen wurden auch endophytische Mykorrhizen gefunden. Neulich hat Bruchmann auch die Prothallien von *Ophioglossum vulgatum* entdeckt. Dieselben sind bis 6 cm lang und 1—2 mm dick, langen Wurzeln ähnlich, gelblich, kahl, einhäusig.

Die Antheridien und Archegonien befinden sich auf der Unterseite der laubartigen Prothallien der Farne und zwar die ersteren in der Nähe der Basis, zwischen den Rhizoiden, die letzteren zunächst des vorderen Ausschnittes. Auf den Knöllchen von *Botrychium* finden wir sie auf der Oberfläche.

Die Prothallien der Familie der *Lycopodiaceen* wurden eingehender erst in neuester Zeit erforscht und zwar ausschliesslich nur an einheimischen und exotischen Arten der Gattung *Lycopodium*. In dieser

Beziehung haben insbesondere Treub, Bruchmann und Goebel bemerkenswerte Arbeiten veröffentlicht. Diese Prothallien haben durchweg die Gestalt von mannigfaltig gebildeten Knöllchen, welche entweder in die Erde versenkt sind, wo sie saprophytisch leben, oder teilweise über den Erdboden emporragen, wo sie dann in dieser oberirdischen Partie grün werden. Ja, an den wurmförmigen Knöllchen von *Lycopodium Selago* wurde die Beobachtung gemacht, dass, wenn dieselben auf die Erdoberfläche gelangen, sie ganz vergrünen können.

Die Prothallien der exotischen Art *L. Phlegmaria* sind dünn, hie und da knöllchenförmig ver-

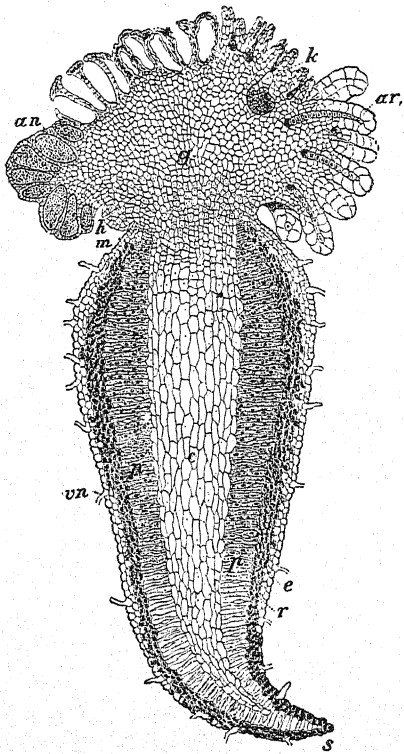


Fig. 97. Prothallium von *Lycopodium complanatum*. e) Epidermis, r) Rindenschicht, p) Palissadenschicht, c) centrales Gewebe, m) Meristem, g) oberirdischer Teil mit Antheridien und Archegonien. (Nach Bruchmann.) — *Lycopodium inundatum* (rechts). Prothallium mit Archegonien. (Nach Goebel.)

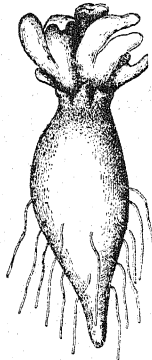
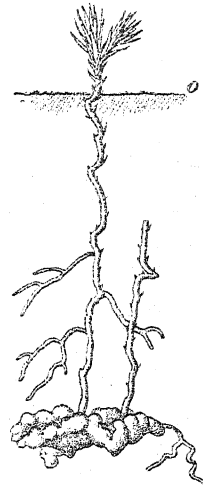


Fig. 96. *Lycopodium annotinum*. Junge, aus einem unterirdischen knolligen Prothallium hervortretende Pflänzchen, o) Erdoberfläche. (Nach Bruchmann.)



dickt u. unregelmässig verzweigt. Die Prothallien unseres allgemein verbreiteten *L. clavatum* (ebenso auch bei *L. annotinum*, Fig. 96) sehen wie unregelmässige, unterirdische Knöllchen aus, welche saprophytisch leben und mehrere Jahre wachsen, ehe sie vollkommen ausgebildet sind.

Die Prothallien der Arten *L. inundatum* (Fig. 97) und *L. cernuum* sind in der unteren Partie rübenartig aufgeschwollen, nicht grün, mit Rhizoiden versehen, woran die oberirdische, kopfförmige, grüne, unregelmässig lappig geteilte obere Partie aufsitzt. An derselben befinden sich an verschiedenen Stellen die Archegonien und Antheridien. Ähnliche Prothallien hat auch *L. complanatum*

(Fig. 97). Bei den 3 letztgenannten (und teilweise auch bei den früher angeführten) ist das Gewebe in der rübenartigen Partie ziemlich differenziert, so dass ein oberflächliches Rindensystem, ein Palissadengewebe, ein inneres Leitgewebe und ein oberes Gewebe in dem kopfförmigen Teile unterschieden werden kann.

Dass in diesen Prothallien das Gewebe so stark differenziert ist, kommt daher, dass diese Prothallien langlebig sind und ihr Leben teils durch Assimilation, teils durch Aufnahme von Stoffen aus dem Substrate fristen. Pritzel erblickt in diesem Umstande sowie darin, dass bei einigen eine untere wurzelartige und

eine höhere, grüne gelappte Partie entwickelt ist, einen Wink, dass es notwendig sei, solche Prothallien als die am vollkommensten entwickelten überhaupt zu betrachten, da an denselben angeblich schon Blätter, ein Stengel und eine Wurzel differenziert seien! Das ist nun allerdings nicht richtig, denn die Prothallien von *Lycopodium cernuum* und *L. inundatum* sind nichts anderes, als knöllchenförmige Gebilde, wie bei der Gattung *Botrychium* und bei *Lycopodium clavatum*, dann bei *Lycopodium Selago*, nur mit dem Unterschiede, dass die untere, unterirdische Partie sich infolge der Versenkung in das Substrat anders accomodiert hat, als die oberirdische Partie. Es bieten uns also auch diese Prothallien nichts morphologisch Besonderes.

Die Prothallien der Schachtelhalme (*Equisetum*) erinnern in Manchem an die Prothallien von *Lycopodium cernuum*. Sie sind ebenfalls massiv, vielzellig, unten dick mit vielen Rhizoiden, oben unregelmässig gelappt, mit Lappen, welche eine Licht- und Schattenseite zeigen (Fig. 98). Sie sind in der Regel von grüner Farbe, oben manchmal auch braun, wie ich Gelegenheit hatte, es an der Art *E. palustre* zu beobachten, welche im feuchten Sande in Wiesengräben und an Teichrändern im Sommer und Herbst in grosser Menge vorkommt. Sie haben die Grösse eines Hanfkorns oder sind noch kleiner. Ihr Geschlecht ist geteilt; die männlichen sind stets schwächer und kleiner und tragen bloß die Antheridien

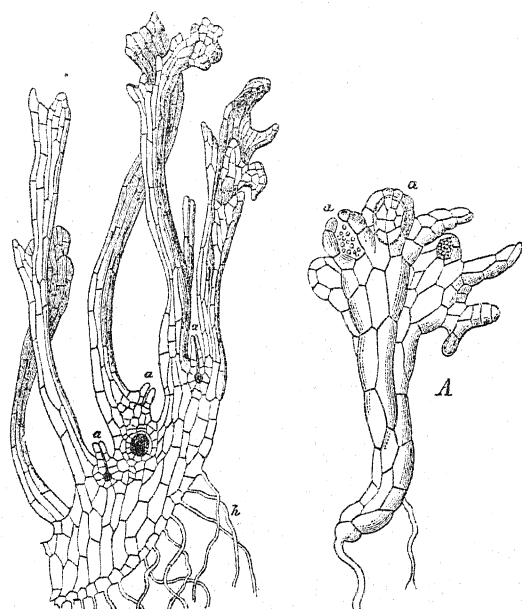


Fig. 98. *Equisetum arvense*, links weibliches Prothallium, a) Archegonien, h) Wurzelhaare; A) männliches Prothallium (rechts), a) Antheridien. (Nach Hofmeister.)

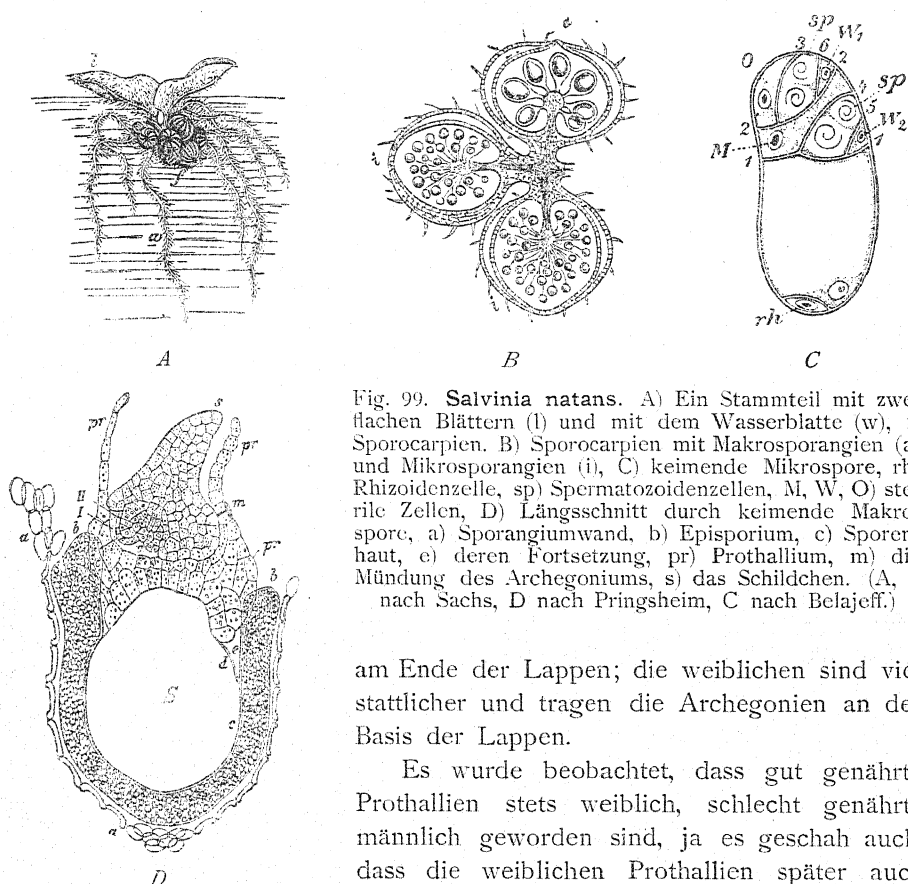


Fig. 99. *Salvinia natans*. A) Ein Stammteil mit zwei flachen Blättern (l) und mit dem Wasserblatte (w), f) Sporocarpien. B) Sporocarpien mit Makrosporangien (a) und Mikrosporangien (i), C) keimende Mikrospore, rh) Rhizoidenzelle, sp) Spermatozoidenzellen, M, W, O) sterile Zellen, D) Längsschnitt durch keimende Makrospore, a) Sporangiumwand, b) Episprium, c) Sporenhaut, e) deren Fortsetzung, pr) Prothallium, m) die Mündung des Archegoniums, s) das Schildchen. (A, B nach Sachs, D nach Pringsheim, C nach Belajeff.)

am Ende der Lappen; die weiblichen sind viel stattlicher und tragen die Archegonien an der Basis der Lappen.

Es wurde beobachtet, dass gut genährte Prothallien stets weiblich, schlecht genährte männlich geworden sind, ja es geschah auch, dass die weiblichen Prothallien später auch Antheridien getragen haben, wenn ihre Ernährung eine schlechte war. Hofmeister sagt endlich, dass er auch einige zwitterige Prothallien gesehen habe.

a) Die Prothallien der heterosporen Gefässkryptogamen.

Die bisher angeführten Beispiele von Prothallien betrafen solche Gefässkryptogamen, welche blos eine Art von Sporen hervorbringen. Aus diesen Sporen entstanden zumeist zwitterige Prothallien; lediglich bei den Schachtelhalmen haben wir die Differenzierung von männlichen und weiblichen Prothallien beobachtet. Einen weiteren Schritt in dieser Richtung sehen wir bei jenen Gefässkryptogamen, welche zweierlei Sporen bilden: grosse und kleine (Makro- und Mikrosporen), weshalb sie als heterospore Gefässkryptogamen bezeichnet werden. Hier gilt die Regel, dass aus den Mikrosporen ausschliesslich männliche und aus den Makrosporen lediglich weibliche Prothallien entspriessen. Es ist also in den Sporen selbst schon das Geschlecht der Prothallien vorausbestimmt.

Bei alledem können wir bei sämtlichen Typen der heterosporen Gefässkryptogamen eine Reduktion der Prothallien verfolgen, welche so weit geht, dass sich schliesslich aus der Mikrospore direkt bloss ein Antheridium mit dem Rudimente einer einzigen Prothalliumszelle bildet und aus der Makrospore kein grünes oder knollenförmiges Prothallium hervorwächst, indem sich der Inhalt der Makrospore in ein, in die Membran derselben eingeschlossenes Gewebe teilt, in welchem zuletzt ein Archegonium entsteht.

Mit der Generationsteilung in den Sporen hängt also das Verschwinden der geschlechtlichen Generation zusammen und die ungeschlechtliche Generation bereitet sich so zur Übernahme der geschlechtlichen Funktion vor.

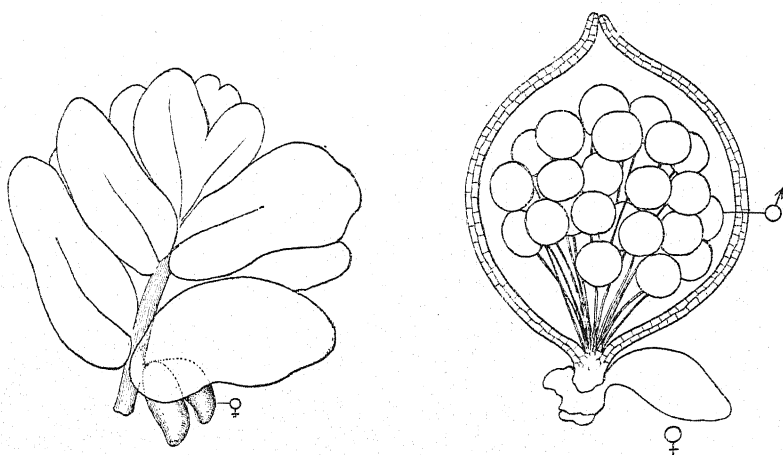


Fig. 100. *Azolla*. Stammteil mit zwei Makrosporokarprien. Rechts vergrössertes Sporocarpium im Durchschnitt mit zahlreichen Mikrosporangien und mit einem Makrosporocarpium. (Nach Strasburger.)

Im Folgenden wollen wir nur in Kürze die Verhältnisse der Prothallien an den Gattungen: *Salvinia*, *Azolla*, *Marsilia*, *Pilularia*, *Selaginella* und *Isoetes* auseinandersetzen.

Die Sporokarprien (Sporenfrüchte) der Gattung *Salvinia* (Fig. 99) sind kugelig und sitzen zwischen den Wurzelfäden, in welche sich ein Blatt umgewandelt hat. Einige von ihnen enthalten bloss Mikrosporangien, andere bloss Makrosporangien. Die Mikrosporen in den Mikrosporangien bleiben verschlossen und fallen nicht heraus, keimen also allesamt aus einem Sporangium. Das herausgekeimte Hörnchen enthält an der Basis eine sterile kleine Zelle (rh), die sogenannte Rhizoidzelle, dann eine grosse Zelle (a), ferner am Ende einige, ungleich grosse Zellen, von denen manche steril bleiben (W), andere wieder Spermatozoiden (sp), etwa 6 an der Zahl, bilden.

Hier stellen uns also die Zellen *a*, *rh* das Rudiment des Prothalliums, die sterilen Zellen *W* die Wände des Antheridiums vor.

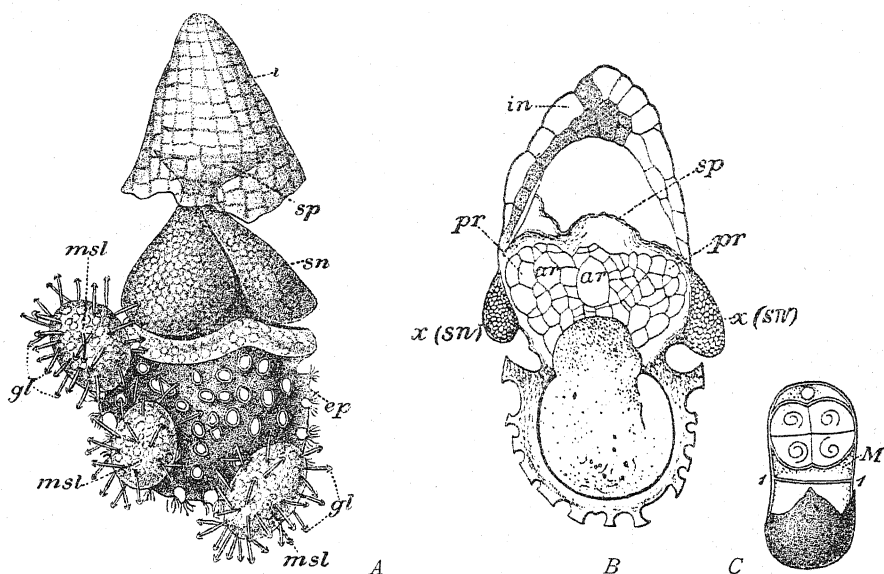


Fig. 101. *Azolla filiculoides*. A) Makrospore, oben im Reste des Indusiums (i) hängend, sp) Restteil der Sporangiumwand, sw) Schwimmapparat, ep) Episporium, msl) die Massulae. (Nach Strasburger.) B) Keimende Makrospore im Durchschnitt: pr) Prothallium, x) die Schwimmkörper, welche durch das Wachstum des Prothalliums auseinandergetrieben sind, ar) Archegonien, in) Indusium. C) Keimende Mikrospore: M) sterile Zellen, s) Spermatozoidenzellen. (B nach Campbell, C nach Belajeff.)

Das Makrosporangium enthält eine einzige Makrospore, welche durch die Membran des Sporangiums verschlossen bleibt. In ihrer unteren Partie ist die Makrospore mit einem sehr verdickten Episporium umhüllt. Beim Keimen reißt das harte Episporium und bildet dann die innere Makrosporangiumzelle ein kleines Prothallium in Gestalt eines Schildchens, welches in dauernder Verbindung mit der Spore verharrt. Im Prothallium bilden sich sodann die normalen Archegonien. Hier ist also zwar das Prothallium noch ausgebildet, es ist aber ganz klein (kleiner noch als die Makrospore) und bleibt dasselbe mit der Makrospore in dauernder Verbindung.

Bei der Gattung *Azolla* sitzen die Sporokarprien gruppenweise an der Unterseite hinter den unteren membranartigen Blattlappen und zwar einesteils grössere mit zahlreichen Mikrosporangien, andernteils kleinere, eine einzige Makrospore enthaltende (Fig. 100). Die Mikrospore teilt sich zunächst in einige Zellenkomplexe, welche heraustreten und auf dem Wasser schwimmen (massulae). Sie sind auf der Oberfläche mit hackigen Stacheln versehen, vermittelt welcher sie sich an die keimende Makrospore anheften. (Fig. 101). Die darin enthaltenen Mikrosporen keimen wiederum zu einem ähnlichen, rudimentären Prothallium auf mit einem einzigen 8 Spermatozoiden enthaltenden Antheridium (Fig. 101) auf.

Die Entwicklung der Makrospore beim Keimen ist einigermaßen kompliziert. Die harte Episporiumschicht bildet besondere, gitterförmige

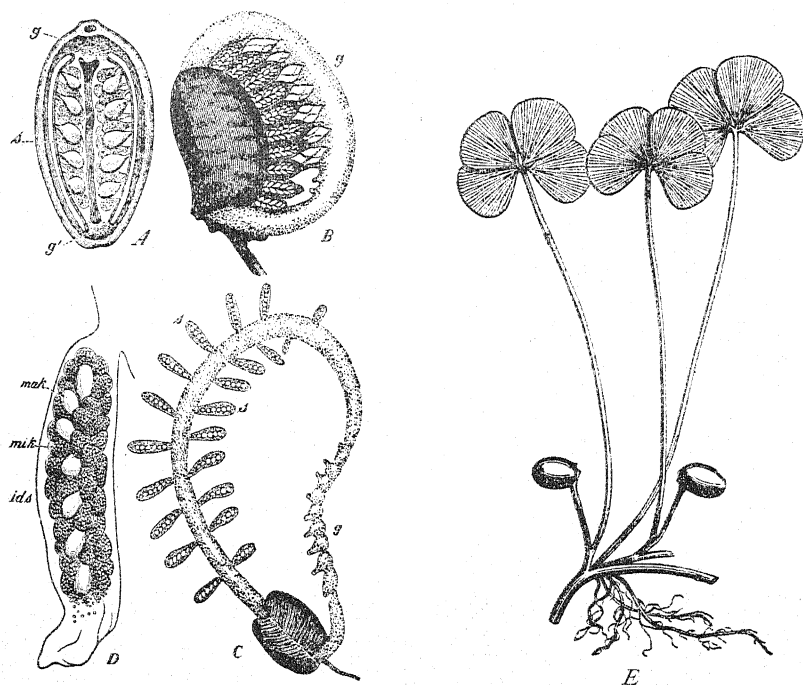


Fig. 102. *Marsilia salvatrix*. A) Querschnitt der reifen Frucht, B) gequollene und geöffnete Frucht mit austretendem Gallertringe, C) vollständig entleerte Frucht in nat. Gr., D) ein Sack mit Makro- und Mikrosporangien. (Nach Hanstein.) E) Ganze Pflanze (verkl.) mit 2 Sporokarprien.

Höhlungen, an denen sich die »massulae« anheften. Der Überrest der Sporokarpiumwand bildet oben einen Helm, unterhalb dessen 3 blasenähnliche, aus einem Teile der Makrospore gebildete Zellkörper im Wasser schwimmen. Die Makrospore keimt dann zu einem unbedeutenden, fast kugeligen Prothallium mit einem oder mehreren Archegonien (Fig. 101) auf.

In der Wesenheit sind also die Kopulationsverhältnisse bei *Azolla* ähnlich wie bei *Salvinia*.

Die Sporokarprien der Gattung *Marsilia* (Fig. 102) sind ellipsoidisch, gross, auf Stielen an der Basis der Blattstiele sitzend. Ihre Einrichtung ist ziemlich kompliziert. Sie sind aus zwei Klappen zusammengesetzt, oberhalb deren sich ein Streifen festen Gewebes mit Gefässbündeln hinzieht. Die Makro- und Mikrosporangien sitzen in besonderen, sacktörmigen Hohlräumen in zwei Reihen an der Seite beider Klappen. Zur Reifezeit zieht sich der erwähnte feste Gewebestreifen wie eine lange Schnur aus den beiden Klappen heraus, indem er längliche Säcke mit Sporangien trägt. Die Mikrosporen keimen eigentlich gar nicht, sondern werfen bloß die äussere, feste Membran ab, worauf sich der innere Inhalt mit einer zarteren Membran umgibt und sich sofort, — ähnlich wie bei den schon angeführten Gattungen — in Zellen zu teilen beginnt.

Die keimende Makrospore bildet ein kleines becherförmiges, an der Basis mit fadenförmigen Rhizoiden bewachsenes Prothallium, welches gleichfalls lange mit der Makrospore in Verbindung verhartet. Im Prothallium sitzt innerlich an der Basis ein einziges Archegonium.

Die Gattung *Pilularia* (Fig. 103) stimmt in jeder Beziehung mit *Marsilia* überein; nur sind die dicht an der Basis der Blattstiele sitzenden Sporokarprien vierfächerig, die Fächer selbst tragen an den Wandplacenten zahlreiche Makro- und Mikrosporangien.

Bei der Gattung *Selaginella* sitzen die Makro- und Mikrosporangien einzeln in den Blattwinkeln, indem sie ein zusammenhängendes Sporenährchen bilden. In der oberen Partie sind die Mikro-, in der unteren die Makrosporangien; die Ersteren enthalten zahlreiche Mikrosporen, die Letzteren bloß 4 grosse tetraëdrische Makrosporen.

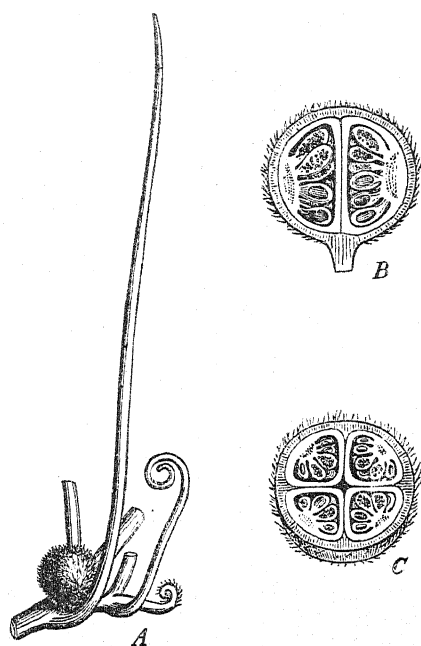


Fig. 103. *Pilularia*. A) Rhizomteil mit einem Sporocarpium, B, C) Sporocarpium im Durchschn. (Nach Maout.)

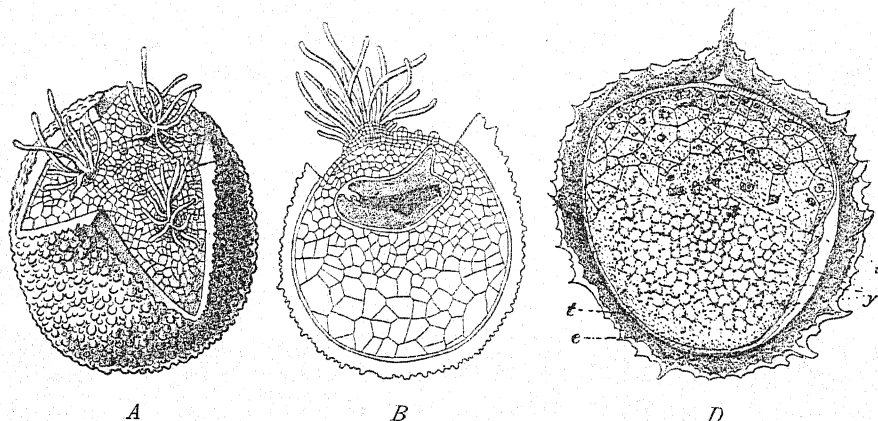


Fig. 104. *Selaginella selaginoides*. A) Aufgesprungene Makrospore mit 3 Rhizoidengruppen, B) Längsschnitt derselben Makrospore, das Endosperm umschliesst einen in der Entwicklung begriffenen Embryo. (Nach Bruchmann.) — *Selaginella Kraussiana*. C) Keimende Mikrospore, D) keimende Makrospore (*S. Martensii*), u) grosse Zellkerne, y) das Plasma teilt sich in Endospermzellen. (Nach Heinsen).



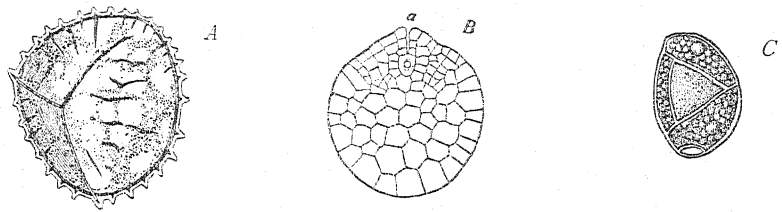


Fig. 105. *Isoetes lacustris*. A) Makrospore, B) inneres Endosperm mit einem Archegonium (a). C) keimende Mikrospore. (A, B nach Hofmeister, C nach Belajeff.)

Die Reduktion des Prothalliums bei dieser Art geht so weit, dass bereits weder die Mikro- noch die Makrospore zu einem Prothallium aufkeimt, sondern der Inhalt beider im Inneren der Sporenhaut sich blos teilt. Es trennt sich ähnlich bei der Mikrospore vorerst ein steriles Rhizoidenzellchen (Fig. 104) ab; sodann teilt sich — verschiedenartig, je nach den Gattungen — der weitere Zelleninhalt und aus einigen Zellen entwickeln sich die Spermatozoiden.

Die Makrospore ist mit einer äusseren harten, festen, exosporigen und einer inneren, zarteren endosporigen Membran umgeben. Zur Reifezeit teilt sich der Inhalt in zahlreiche Kerne und am oberen Pole entstehen kleine Zellen, welche sodann zum unteren Pole fortschreiten und immer grösser werden (Fig. 104). Das äussere Exosporium platzt hierbei oben mit 3 Lappen, aber der Inhalt tritt nicht heraus. Blos an 3 Stellen wachsen Büschel von Haarwurzeln. Die Archegonien sind am oberen Pole eingefügt und der befruchtete und entwickelte Embryo dringt dann tief in das Gewebe der Makrospore ein (Fig. 104).

Die monotypische, jetzt lebende Gattung *Isoetes* hat in der Höhlung der Blattbasis kammerförmige Sporangien und zwar Mikrosporangien an den inneren, Makrosporangien an den äusseren Blättern. Das Keimen der Mikro- und Makrosporen (Fig. 105) ist dem bei *Selaginella* schon beschriebenen sehr ähnlich. Die Mikrospore segmentiert abermals eine sterile Zelle ab; der übrige Inhalt teilt sich in mehrere Zellen, von denen die vier inneren 4 Spermatozoiden bilden. Die tetraëdrische Makrospore hat ein stacheliges, hartes Exosporium, welches zur Reifezeit an den Kanten platzt. Der ganze Endosporiuminhalt zerteilt sich in Gewebe, welches am oberen Ende ein einziges Archegonium trägt.

b) Archegonien und Antheridien.

Die Zusammensetzung der Antheridien und Archegonien ist im Ganzen und Grossen bei allen Gefässkryptogamen gleichartig. Die Antheridien sind entweder teilweise oder ganz in das Prothallium versenkt oder als kugeliges Höckerchen an demselben befestigt. Die Wand ist bald ein-

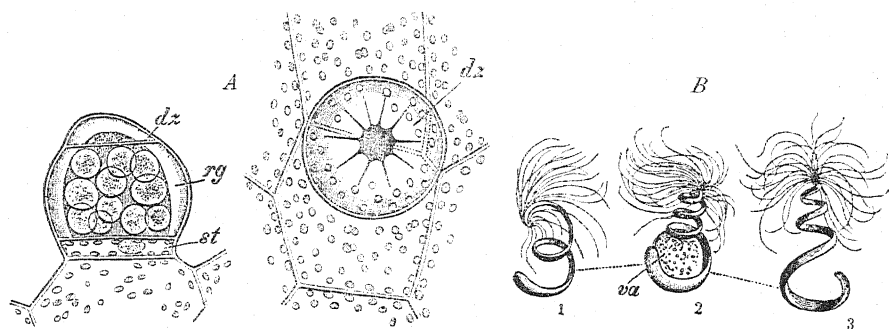


Fig. 106. *Aneimia hirta*. A) Antheridium mit Spermatozoidenzellen, dz) Deckzelle, st) Stielzelle. — B) Spermatozoiden von *Pteris aquilina* (1) und *Gymnogramme sulfurea* (2, 3). (Nach Sadebeck.)

bald zweischichtig. Sie öffnen sich am Ende in verschiedener Weise, indem sie bewegliche, bewimperte Spermatozoiden herauslassen (Fig. 106).

Die Spermatozoiden sind je nach der Verwandtschaft verschiedenartig ausgestattet, bald mit zahlreichen, bald nur mit 2 Cilien. Zwei Cilien haben bloß die *Lycopodiaceen* und *Selaginellaceen*. Die übrigen Gefäßkryptogamen haben zahlreiche Cilien. Darin erblickt Goebel einen wichtigen Unterschied, indem er darauf hinweist, dass auch die Spermatozoiden der Cycadeen und Ginkgaceen viele Cilien haben. Es ist nun zwar richtig, dass ganze Gruppen der Gefäßkryptogamen einen bestimmten Typus der Spermatozoiden haben und wurde dies von uns auch schon bei den Thallophyten und Muscineen beobachtet. Allein zugleich haben wir bei den Lagerpflanzen die Beobachtung machen können, dass bei einer und derselben Gattung verschiedene Formen der bewimperten Zoosporen, Gameten und männlichen Zellen vorkommen. Treub illustriert in seiner Arbeit über *Lycopodium cernuum* besondere Spermatozoidenformen, welche vier Cilien haben. Hieraus ist zu entnehmen, dass die Bewimperung und Form der Spermatozoiden kein verlässliches systematisches oder phylogenetisches Kriterium in dieser Beziehung abgeben kann.

Die Spermatozoiden der Farne sind bandförmig, spiralig gedreht, an der Spitze mit einem Cilienbüschel versehen (Fig. 106). Manchmal haftet an dem verdickten Anfang der kugelige Rest des Plasmas.

Die Spermatozoiden der Marsilia sind sehr langgeschwänzt und mehrfach spiralig gedreht, am Ende reichlich gewimpert.

Eine eigentümliche Gestalt haben die Spermatozoiden der Schachtelhalme. Sie sind breit-bandförmig, nur zweimal gedreht und am Rande mit zahlreichen Wimpern versehen. An dem verdickten Ende haftet ein Plasmarest (Fig. 107).

Die Spermatozoiden der Gattung *Isoetes* sind nur wenig spiralig gedreht und haben am Ende zahlreiche lange Wimpern (Fig. 107).

Die Spermatozoiden der Gattungen *Lycopodium* und *Selaginella* sind mehr oder weniger in die Länge gezogen, nicht gedreht; am Ende haben sie bloß 2 lange Wimpern.

Die Zusammensetzung des Archegoniums ist bei allen Gefäßkryptogamen von derselben Beschaffenheit, wie wir dieselbe bereits bei den Muscineen kennen gelernt haben. Es ist mehr oder weniger in das Prothallium eingebettet, oben mit 4 Reihen Halszellen versehen, worunter im Inneren sich eine Reihe von Kanalzellen befinden (manchmal auch nur eine einzige), welche sich später auflösen. An der Basis des Kanals befindet sich ebenfalls eine Bauchzelle und unter derselben eine Eizelle (Fig. 108).

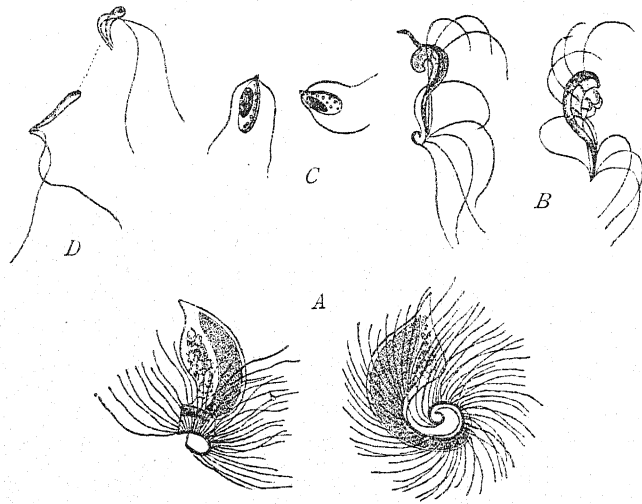


Fig. 107. Übersicht der Spermatozoiden der Gefäßkryptogamen. A) Spermatozoiden von *Equisetum arvense*, B) von *Isoëtes setaceum* (nach Belaj.), C) *Lycopodium clavatum* (nach Bruchm.), D) von *Selaginella cuspidata* (nach Belaj.).

Die Bedeutung und Auslegung der Antheridien und Archegonien bei den Gefäßkryptogamen ist also dieselbe wie bei den Muscineen und lässt sich in der Wesenheit auch noch bei den Gymnospermen verfolgen.

c) Vergleichung der Prothallien und Kopulationsorgane bei den Gefäßkryptogamen mit den Kopulationsprozessen bei den Phanerogamen.

Die Entwicklung der Sporen, Makro- und Mikrosporen bei den Gefäßkryptogamen — von den Farnen beginnend und mit der Gattung *Isoëtes* abschliessend — bietet uns einen Schlüssel zum Verständnisse der Kopulationsprozesse bei den Phanerogamen. Diese Vergleichung hat zuerst Hofmeister entworfen und man kann Sachs nur zustimmen, wenn er die einschlägigen Gedanken für die genialste Errungenschaft der

vergleichenden Morphologie erklärt hat. Wir halten dafür, dass zur Vergleichung der Kopulationsorgane dieser beiden Pflanzengruppen hier der passendere Ort ist, als im allgemeinen, die Phanerogamen behandelnden Teile, wofür erst der dritte Band unseres Werkes bestimmt ist.

Zur Vergleichung haben wir als Repräsentanten das Pollenkorn der Gattungen *Juniperus*, *Ginkgo*, *Ceratozamia*, dann das Fruchtblatt der Gattung *Cycas*, das Eichen derselben Gattung und ein schematisches Bild der Blüte einer Angiosperme mit Staubgefässen und dem zugehörigen Fruchtknoten gewählt.

Die Pollenkörner der Phanerogamen als einfache Zellen gleichen den Mikrosporen der Gefässkryptogamen. Ihre Keimung geht in ganz ähnlicher Weise vor sich wie die Keimung der Mikrosporen. Schon Juranyi hat das Keimen des Pollenkornes von *Cerato-*

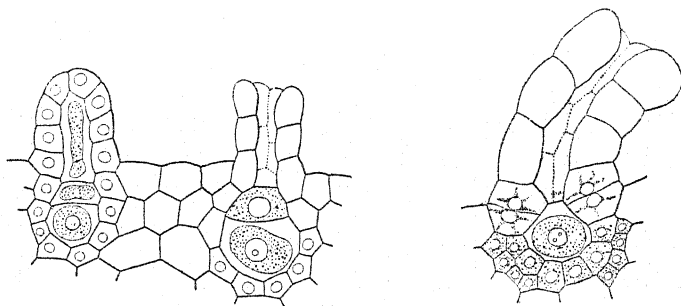


Fig. 108. Die Archegonien von *Asplenium septentrionale* und *Pteris serrulata*.
(Nach Hofmeister.)

zamia richtig gezeichnet (Fig. 109). Es bilden sich zunächst innerlich an der Wand der Intine 3 kleinere Zellchen, während die eigentliche grosse Zelle (a) zu einem grossen Sack aufkeimt. Nach den neuesten Beobachtungen Ikenos trennt sich dann von jenen 3 Zellchen das letzte, worauf es in den Pollensack herunterwandert, wo es sich in zwei gewimperte und bewegliche Zellchen — also wahre Spermatozoiden — teilt.*) Die Spermatozoiden dringen dann in die Mikropyle ein, um die Befruchtung zu bewirken.

Ähnliche Spermatozoiden hat Miyake im Pollensack der Gattung *Ginkgo* beobachtet (Fig. 109). Nach neueren Arbeiten Belajeffs, Stras-

*) Wir haben absichtlich die alte Abbildung Juranyis (aus dem J. 1870) reproduziert, da wir aus derselben am besten ersehen, dass dieser Autor der eigentliche Entdecker der Spermatozoiden ist. Er beging nur den Irrtum, dass er an der Fig. 109 die Zellchen b als 2 Nukleolen bezeichnete. Aber ganz richtig erblicken wir an derselben Abbildung, dass von 3 Zellen b (Fig. 109) bloss zwei übrig geblieben sind! Übrigens hat schon Hofmeister (Vergl. Untersuchungen) gesagt, dass im Pollensacke der Gymnospermen freie, kleine Zellen vorkommen, deren Bedeutung er freilich nicht begriffen hat.

burgers, Coulters und Chamberlains kommt eine ähnliche Erscheinung in den Pollensäcken sämtlicher Coniferen vor. Auch hier (siehe Fig. 109) bilden sich sterile Zellen, von denen die letzte sich abtrennt und in den Pollensack herabwandert; dort teilt sie sich in zwei kleine Zellen, welche, wie früher die Spermatozoiden, die Befruchtung der Archegonien bewirken.

Diese abgeteilten kleinen Zellen im Pollensacke der Gymnospermen sind nichts anderes als ein Rudiment der Prothalliumzellen, welche wir an den Mikrosporen teils als Rhizoidzellen, teils als sterile Antheridienzellen bezeichnet haben (Fig. 99, 101, 105). Die Zelle *b* auf der Abbildung der *Ceratozamia* und des Wachholders stellt uns das rudimentäre Antheridium dar. Die übrigen Zellchen im Pollenkorne sind ohne Funktion.

Auch in den Pollenkörnern der Angiospermen kann man häufig Prothalliumzellen beobachten, welche aber bald verschwinden.

Daraus aber, dass bei den Angiospermen sich überhaupt keine Spermatozoidenzellen bilden, geht hervor, dass diese Funktion von dem Pollensacke übernommen worden ist, so dass die letzte Form der männlichen Geschlechtsgeneration von der einzelnen Pollenzelle dargestellt wird, welche sich im Gewebe der Staubgefässe bildet. Das Staubgefäss ist ein verwandeltes Blatt, also ein Glied oder Anaphyt, welches auf derselben Stufe steht, wie das Sporogonium der Laubmoose. Es hat also hier das Sporogonium — Anaphyt — Blatt die geschlechtliche Funktion der ersten Generation übernommen.

Auch das weibliche Prothallium wird bei den heterosporen Kryptogamen immer kleiner und kleiner, bis es gänzlich verschwindet. Bei den Gattungen *Salvinia*, *Azolla*, *Marsilia* und *Pilularia* ist es zwar noch entwickelt, es sitzt aber wie ein Anhängsel an der Makrospore. Bei den Gattungen *Selaginella* und *Isoetes* endlich verschwindet es gänzlich. Statt dessen teilt sich blos der Inhalt der Makrospore in ein Zellgewebe. Es ist also hier dieses Zellgewebe gewissermassen eine andere Form des weiblichen Prothalliums. In ihm bildet sich dann das Archegonium als weibliches Kopulationsorgan.

Vergleichen wir nun damit das weibliche Kopulationsorgan der Gymnospermen, deren Vertreter uns hier das Eichen der Gattung *Cycas* sein möge. Ein solches Eichen besteht aus einer einfachen Hülle (dem sogenannten Integumente), welche am oberen Ende eine Öffnung besitzt — die sog. Mikropyle (Fig. 109). Im Inneren befindet sich ein runder, massiver Nucellus (*n*), in welchem sich bald ein Embryosack differenziert hat, welcher schliesslich den grössten Teil des Nucellus einnimmt. Schon vor der Kopulation verwandelt sich der Inhalt des Embryosacks in ein Zellgewebe, in welchem unter der Mikropyle am oberen Pole ein oder mehrere Archegonien sich bilden, welche früher Corpuscula genannt wurden. Diese Archegonien setzen sich in der Weesenheit bei den Gymnospermen aus denselben Bestandteilen zusammen, wie die Archegonien der Gefässkryptogamen.

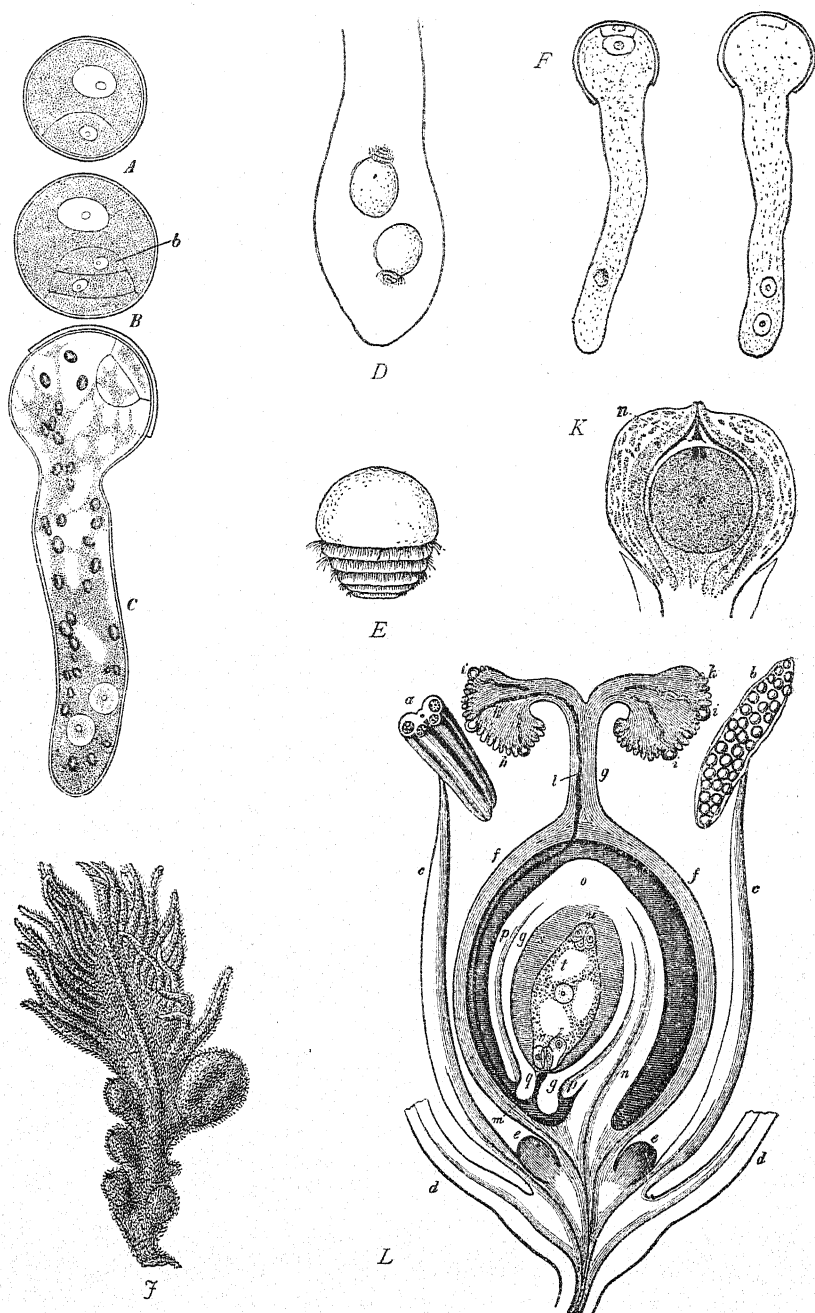


Fig. 109. A, B, C) *Ceratozamia longifolia*. A, B) Im Pollenkorn entwickeln sich drei Seitenzellen (b), C) Pollenkorn treibt einen Pollenschlauch mit zwei kleinen freien Zellen. (Nach Juranyi.) - D) *Ginkgo biloba*. Pollenschlauch mit zwei Spermatozoiden. (Nach Miyake.) - E) *Zamia muricata* (rechts), eine Spermatozoidenzelle. (Nach Weber.) - F) Pollenschlauch von *Juniperus*; von den oberen zwei Zellen (b) trennt sich die untere und wandert nach unten, wo sie sich in zwei kleine Zellen (a) teilt. - J) *Cycas revoluta*. Ein Fruchtblatt mit seitlichen Eichen. - K) *C. circinalis*. Eichen im Längsschnitt. n) Nucellus, e) Embryosack. (A) nach Sachs, B) nach Warming.) - L) Schema einer Angiospermbliüte. a) Querschnitt einer Anthere, b) der Länge nach aufgesprungene Anthere, c) Staubfaden, d) Perigon, e) Blütendrüse als Nektarium, f) Fruchtknoten, g) Griffel, h) Narbe, i) keimende Pollenkörner, k, l, m) Pollenschlauch in die Mikropyle vordringend, n) Funiculus, o) Chalaza, p, q) Integumente, s) Nucellus, t) Embryosack, u) Antipoden, v) Gehilfen, z) Eizelle. (Nach Sachs.)

Es bedarf keines besonderen Scharfsinnes, um die auffallende Kongruenz in der Zusammensetzung des Cycaseichens mit der Makrospore von Selaginella zu erkennen. So, wie in der Makrospore von Selaginella sich der Inhalt in Gewebe teilt, so teilt sich hier im Embryosack dessen Inhalt in Gewebe, welches hier Endosperm (Nährgewebe) genannt wird. So, wie in dem geteilten Gewebe der Makrospore sich am oberen Pole ein Archegonium bildete, hat sich auch hier ein Archegonium am oberen Pole des Endosperms entwickelt. Die Makrospore gleicht also dem Embryosack und später dem Endosperm.

Wie bei Selaginella dringt der angelegte Embryo von *Cycas* tief in das entwickelte Endosperm ein.

Die Makrospore selbst (oder auch mehrere derselben) befindet sich im Makrosporangium eingeschlossen. Der Embryosack bildet sich im Nucellus. Sonach gleicht das Makrosporangium dem Nucellus.

Wenn wir in Erwägung ziehen, dass das Eichen der Phanerogamen sich uns lediglich nur als ein Abschnitt des Fruchtblattes*) oder Blattes darstellt, auf welchem der Nucellus als Emergenz sitzt (in wirklichen Abnormfällen), so gelangen wir zu der Erkenntnis, dass auch auf diesem Wege die Identität des Nucellus mit dem Makrosporangium bestätigt wird, welches Letzteres nichts Anderes ist, als eine Emergenz auf dem Blatte der Selaginella und überhaupt aller Gefässkryptogamen.

Der Nucellus ist mit einer Hülle umgeben, welche Integument genannt wird. Dieses Integument kann in anderen Fällen auch doppelt sein. Die Makrosporangien sitzen nicht immer frei an den Blättern der Gefässkryptogamen wie bei den Selaginellen, sondern pflegen noch überdies mit einer vielzelligen Hülle umgeben zu sein, welche ein zusammengesetztes Gebilde (Sporokarpium) darstellt, so bei den Gattungen *Salvinia*, *Azolla*, *Marsilia* und *Pilularia*. Diese Sporokarprien sitzen an der Basis der Blattstiele und sind deutliche Bestandteile des Blattes selbst, beziehungsweise Abschnitte derselben. Demzufolge gleicht das weibliche Sporokarpium der heterosporen Gefässkryptogamen dem ganzen Eichen der Phanerogamen und die Wände der Sporokarprien dem Integument des Eichens. Am schönsten tritt dieser Vergleich bei der Gattung *Azolla* hervor, wo im Sporokarpium eine einzige Makrospore sich vorfindet.

Prächtig bestätigt sehen wir diese Theorie bei der Gattung *Cycas*, wo das flache Fruchtblatt (Fig. 109) in Abschnitte geteilt ist, welche in der unteren Partie in Eichen ungewandelt sind! Dieses einzige Beispiel an und für sich genügt zu der Erkenntnis, dass das Eichen ein Abschnitt des Fruchtblattes ist. Es ist demnach wahrlich nicht zu begreifen, dass

*) Auf Grundlage der Ovulartheorie Brongniarts, welche ausser Anderen am eindringlichsten von Čelakovský verteidigt wurde, wozu ich selbst auch mit einer Arbeit beigetragen habe.

es noch heutzutage so viele Botaniker geben kann, welche von dieser so unzweifelhaften Bedeutung des Eichens noch nicht überzeugt sind.*)

In der Abteilung der Angiospermen schwindet die Form der Archegonien und der Makrospore noch mehr. Der Pollensack ist hier zwar noch geradeso im Nucellus angelegt, wie bei den Gymnospermen, aber sein Inhalt fängt an sich erst nach vollbrachter Befruchtung der Eizelle in ein Endosperm zu teilen. Statt der Archegonien haben wir dann im Pollensacke drei einfache Zellen am oberen Pole unter der Mikropyle. Die Entstehung dieser Zellen vollzog sich auch auf eine andere Weise als die Entstehung der Archegonien (was übrigens für den Morphologen nicht von grosser Bedeutung wäre). Zwei von ihnen (die sogenannten Gehilfinnen oder Synergiden) empfangen die Befruchtung aus dem Pollensack, bilden aber selbst keinen Embryo, sondern übertragen die Befruchtung auf eine dritte Zelle (Eizelle), welche sich in einen Embryo zu segmentieren beginnt.

Übrigens hat das Eichen und der Fruchtknoten als Fruchtblatt der Angiospermen eine ähnliche Zusammensetzung und Bedeutung wie bei den Gymnospermen. Vom Standpunkte der vergleichenden Morphologie ist die Bedeutung der Synergiden und Eizelle einigermaßen unklar, denn ein gegenseitiges Verhältnis lässt sich nicht gut auf die Form des Archegoniums der Gymnospermen übertragen. Hoffentlich werden in der Zukunft noch Übergangsformen gefunden werden, welche uns diesen Gegenstand aufklären werden. Vielleicht haben hier die Synergiden die Bedeutung der Kanal- und Bauchzellen im Archegonium. Es geht auch nicht gut an das Verhältnis der Synergiden zur Eizelle mit der Kopulation bei den Rhodophyceen, wo ebenfalls die Wirkungen der Kopulation auf andere Zellen übertragen werden, zu vergleichen.

Aus dem Gesagten haben wir erkannt, wie bei den Phanerogamen das weibliche Prothallium als geschlechtliche Generation verschwunden ist. Die Funktion dieser Generation hat das Fruchtblatt übernommen, welches die Eizelle direkt produziert und so selbst geschlechtlich ist. Das Fruchtblatt und Staubgefäss sind bloß Anaphytglieder der zusammengesetzten Blüte, in welcher die übrigen Glieder (das Perigon) steril geblieben sind, indem sie mechanischen Zwecken dienstbar sind. Die Blüte ist in der Wesenheit dasselbe, wie die Achse des Farns *Struthiopteris*, welche abwechselnd einen Cyklus steriler und sporentragender Blätter trägt. Ein Unterschied äussert sich bloß darin, dass die sporentragenden (fruchtenden) Blätter in der Blüte (Staubgefässe und Fruchtblätter) gleichzeitig Sporen und Embryonen (Keimsäcke und in denselben Embryonen) hervorbringen.

Die Ursache, warum die Prothalliengeneration bei den Phanerogamen verschwunden ist und warum sich bei ihnen keine beweglichen Spermatozoiden bilden, ist leicht zu finden. Die Phanerogamen sind ausnahmslos

*) Über dieses Thema wird allerdings noch viel eingehender im III. Teile, im Kapitel über die Fruchtblätter und Eichen überhaupt gehandelt werden.

terrestre, auf die Luft angewiesene Pflanzen (auch die Wasserpflanzen verrichten ihre Kopulation oberhalb des Wassers). Ihre Kopulation findet immer nur in der Luft statt, weshalb die Existenz von Prothallien mit beweglichen Spermatozoiden, welche auf das Wasser als Transportmittel angewiesen sind, bei ihnen unmöglich wäre.

Es ist also die Entwicklung der Blüte vom phylogenetischen Standpunkte aus bei den Phanerogamen ein notwendiges Resultat der Lebensbedingungen, unter denen sich der Typus der Phanerogamen auf dem festen und trockenen Erdboden ausgebildet hat.

d) Die ungeschlechtliche Vermehrung der Prothallien.

Wir haben bereits erwähnt, dass manche Farnprothallien sich durch junge Sprosse aus alten Vorkeimsteilen erneuern und auf diese Art perennieren können. Bei den Bärlappen ist diese Erscheinung eine seltene; insbesondere bei *Lycopodium inundatum* wurde es beobachtet, dass von jedem abgebrochenen Stückchen des Oberteils eines Prothalliums wieder neue Prothallien hervorgewachsen sind. Bei den Schachtelhalmen wurde eine solche Erscheinung bisher nicht beobachtet.

Neben dieser Vermehrungsart kommen an den Prothallien noch besondere Brutkörperchen vor, welche aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt und von verschiedener Gestalt, gewöhnlich kugelig oder elliptisch sind, jedoch keine Lappen oder anderweitig differenzierte Organe aufweisen. Sie fallen von ihren Stielen leicht ab und können zu neuen Prothallien aufwachsen. Treub hat ähnliche Brutkörper an den Prothallien von *Lycopodium Phlegmaria* beobachtet. Häufig kommen sie nach Goebel auch an den verzweigten Prothallien der Gattungen *Trichomanes* und *Hymenophyllum*, endlich bei Gattungen der Familie der *Vittariaceen* vor.

Ob sich ähnliche Körperchen hauptsächlich an solchen Prothallien vorfinden, welche nicht geeignet sind durch Kopulation gesunde Embryonen zu erzeugen, wurde bisher nicht sichergestellt. Nur soviel ist unzweifelhaft, dass die beschriebenen Prothalliumkörperchen uns lebhaft an die vegetativen Zellkörper erinnern, welche so allgemein bei den Lebermoosen vorkommen, wodurch die Ähnlichkeit und Übereinstimmung der Prothallien mit den Lebermoosen noch mehr bestätigt wird.

e) Die Apogamie der Gefäßkryptogamen.

Die *Apogamie* der Gefäßkryptogamen besteht darin, dass an den Prothallien in der Regel dort, wo sich die Archegonien bilden, Höckerchen hervorstrecken, welche sich in junge Pflänzchen von derselben Gestalt, wie die durch Kopulation aus den Archegonien entstandenen umwandeln. In

solchen Fällen pflegen gewöhnlich die Archegonien unentwickelt, deformiert oder steril zu sein.

Die Apogamie wurde bisher bloss an den Prothallien einiger Farne, so namentlich an den Arten: *Pteris cretica*, *Doodia caudata*, *D. aspera*, *Ceratopteris thalictroides*, *Notholaena distans*, *Aspidium falcatum*, *Aspidium Filix mas*, *Osmunda regalis* und *Todea* beobachtet. Zuerst hat sie Farlow im J. 1874 an der Art *Pteris cretica* beschrieben, an welcher, auch an den in Glashäusern unserer Gärten gepflegten Pflanzen, apogamische Prothallien eine regelmässige Erscheinung sind. Auch die Prothallien von *Notholaena distans*, *Aspidium falcatum* und *Asp. Filix mas* var. *cristatum* erzeugten überhaupt keine geschlechtlichen Embryonen, sondern bloss apogamische Knospen. Diese Erscheinung ist vielen Laub- und Lebermoosen gemeinschaftlich, welche (siehe S. 117, 147) sich bloss auf vegetative Weise vermehren, nachdem sie die Geschlechtlichkeit verloren haben. Wir werden später hören, dass auch bei den Phanerogamen die Apogamie in verschiedenen Formen vorkommt. Es ist dies wiederum dieselbe elementare Erscheinung im Pflanzenleben, dass eine Pflanzenart sich bemüht, auf jede mögliche Weise ihre Race zu erhalten.

Deshalb scheint es auch (und Goebel behauptet dies), dass apogamische Knospen an den Prothallien stets in den Fällen sich bilden, wo die Archegonien infolge von Wucherung oder aus sonst einer anderen Ursache abortiert haben oder wenn aus verschiedenem Anlasse die Kopulation der Eizelle mit dem Spermatozoid verhindert worden ist. Bei *Doodia caudata* wurde durch Versuche direkt nachgewiesen, dass, wenn man junge, geschlechtlich produzierte Pflänzchen aus dem Prothallium herausgeschnitten hat, sofort neben ihnen als Ersatz apogamische hervorgeachsen sind.

Das apogamische Pflänzchen von *Pteris cretica* ist in der Regel das einzige am Prothallium und zwar dort, wo sich das Archegonium bilden sollte. *Doodia caudata* entwickelt aber am Prothallium eine grössere Anzahl apogamischer Pflänzchen.

Die apogamischen Pflänzchen der Farne kann man als eine Art von Adventivknospen betrachten, welche bloss die Eigentümlichkeit haben, dass sie sich ausschliesslich an bestimmten Stellen der Prothallien bilden. Aber auch die Adventivknospen der Farne und Phanerogamen entstehen häufig nur an bestimmten Organen.*)

Eine sehr merkwürdige Erscheinung beobachtete Lang an den Prothallien von *Aspidium spinulosum* und *Scolopendrium vulgare* var. *ramulosissimum* Woll. Hier nämlich wuchs aus dem normalen Prothallium im Aus-

*) Die Apogamie der Farne hat nichts Gemeinsames mit der Parthenogenese, welche eine Entwicklung des Embryos aus der Eizelle im Archegonium ohne vorangegangene Befruchtung zur Voraussetzung hat. Eine wahre Parthenogenese führt Shaw bei der Art *Marsilia Drummondii* R. Br. an, welche er in diesem Falle durch besondere Versuche nachgewiesen hat.

schnitte zwischen beiden Lappen (wo die Archegonien zu sein pflegen) ein neuer Prothalliumlappen und an diesem in einigen Fällen noch ein gestielter Fortsatz, auf welchem ebenso wie auf dem mittleren Lappen Sporangien hervorsprossen, deren Sporen allerdings nicht zur vollkommenen Reife gelangten. Sowohl in dem Lappen als auch in dem gestielten Fortsatze verliefen Tracheidenstreifen. An dem Fortsatz zeigten sich ausserdem normal entwickelte Archegonien und Antheridien.

Diese Erscheinung ist sehr bedeutsam, denn wir ersehen in derselben eine Verkürzung der ungeschlechtlichen Generation auf die Bildung eines blossen Prothalliumlappens mit einem Gefässbündel. Hier ist also eigentlich die ungeschlechtliche Generation gänzlich entfallen und die Sporen bilden sich ohne Kopulation auf dem Lager wie z. B. die Tetrasporen in den Lagern der Rhodophyceen. Es ist dies also eine atavistische Erscheinung. Wie bei den heterosporen Gefässkryptogamen die kryptogamische Geschlechtsgeneration schwindet und ihre Funktion von der phanerogamischen, ungeschlechtlichen Generation übernommen wird, so erfolgt hier in Langs Fall das gerade Gegenteil davon.

Ausserdem ist dieser Fall auch in der Richtung belehrend, dass wir neuerdings sehen, wie leicht und plötzlich an einer Pflanze ein morphologischer Fall zum Vorschein kommen kann, der, wenn er dauernd und vererblich werden würde, sehr leicht zur Entstehung eines neuen Pflanzentypus den Ursprung geben könnte. Es ist dies also der Fall einer Mutation.

Einen eigentümlichen Fall der Apogamie beschreiben auch Hofmeister und Berggren bei *Notochlaena distans* R. Br., wo aus dem Prothallium im Einschnitte ein neues Prothallium herauswächst, aus dem Ausschnitte des Letzteren abermals eines u. s. w., bis schliesslich aus dem letzten die apogamische Pflanze hervorsprosst.

Auch an den gemeinen Arten *Isoëtes lacustris* und *echinosperma* wurde zu wiederholten malen Apogamie beobachtet. Überhaupt wächst hier an Stelle des Sporangiums am Blatte, dort, wo sich das Sporangium bilden soll, eine Knospe, welche sich zu einer neuen Pflanze ausbildet. Goebel hat gefunden, dass an einzelnen Fundorten die Mutterpflanze eine Menge solcher Adventivknospen bildet und dass die Fortpflanzung nur auf diese Weise stattfindet.

f) Die Aposporie der Farne.

Die Aposporie der Farne besteht darin, dass auf den Blättern, am häufigsten dort, wo sich die Sporangien bilden sollen, Prothallien sich entwickeln und die Sporangien verkümmern. Sie entstehen häufig an der Wand des Sporangiums selbst oder auf dessen Stiel. Solche Prothallien sind ganz normal, ja sie tragen auch Archegonien und Antheridien. Sie wurden zuerst von Druery i. J. 1885 an dem gemeinen Farne *Athyrium Filix femina* var. *clarissima* Jones beobachtet. Seit dieser Zeit wurden

ähnliche Prothallien an sehr verschiedenen Farnen gefunden, so dass sie eine sehr häufige Erscheinung zu sein scheinen. Sie kommen ebenfalls an den Blattspitzen, gewöhnlich dort vor, wo die Blattadern endigen. Aber auch an den Blatträndern hat man sie schon beobachtet. Ja, an jungen Pflänzchen von *Aspidium Filix mas* var. *cristatum* erscheinen sie manchmal in grosser Menge auf der ganzen Blattfläche. Hie und da geschieht es, dass solche Prothallien (so z. B. bei *Trichomanes alatum*) gleich an ihren Spitzen gestielte Vermehrungskörperchen bilden.

Die Bildung von asposporischen Prothallien kann man sich als eine Art von Adventivauswüchsen erklären. Dies würde auch durch den Umstand bestätigt werden, dass manchmal in den Soren statt Sporangien neben den normalen, entwickelten Sporangien sich direkt Adventivknospen bilden, aus denen die junge Pflanze aufwächst. Hier wäre also die Aposporie mit der Apogamie verbunden.

Im Ganzen hängt in biologischer Beziehung die Aposporie und Apogamie mit einer, bei den Farnen allgemeinen Erscheinung zusammen, nämlich mit der ungewöhnlich leichten Bildung von Adventivknospen an jedem beliebigen Pflanzenteile. Wenn sich an dem Farnblatt eine junge Pflanze (also ein Embryo ohne Kopulation) entwickeln kann, so darf es nicht Wunder nehmen, dass sich an ihm ein Prothallium zu bilden vermag, welches apogamisch eine ähnliche junge Pflanze zu erzeugen imstande ist. Es ist derselbe Vorgang, nur einmal kürzer, ein andermal länger.

2. Die Blattachse als ungeschlechtliche, aber sporentragende Generation.

Schon im Anfange des vorangehenden Kapitels haben wir gesagt, dass sich nach der Befruchtung der Eizelle im Archegonium der Embryo entwickelt, welcher zu einer beblätterten Pflanze aufwächst. Dieses Stadium ist die eigentliche, definitive Form der Pflanze, in welcher dieselbe ihr Leben oft jahrelang zubringt. Der Embryo wächst zu einer stattlichen makroskopischen Pflanze auf, welche sich bald in eine Achse und Blätter differenziert und welche in jeder Beziehung schon den beblätterten Phanerogamen gleich steht. Nicht selten erreichen hier die Achsen mit ihren Blättern riesige Dimensionen (bei den baumartigen Farnen, bei *Calamodendron*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*) und sind dieselben auch mit einem sehr zusammengesetzten Gewebe auf die Art von mono- oder dikotyledoner Stämme versehen. Die Form der Blätter, ihre Stellung an der Achse, die Form der Sporenblätter, nicht minder auch die Form und Verzweigung der Achse bieten hier dem Morphologen viel interessanten Stoffes zur Forschung, so dass die Morphologie dieser Generation der Gefässkryptogamen die wichtigste ist.

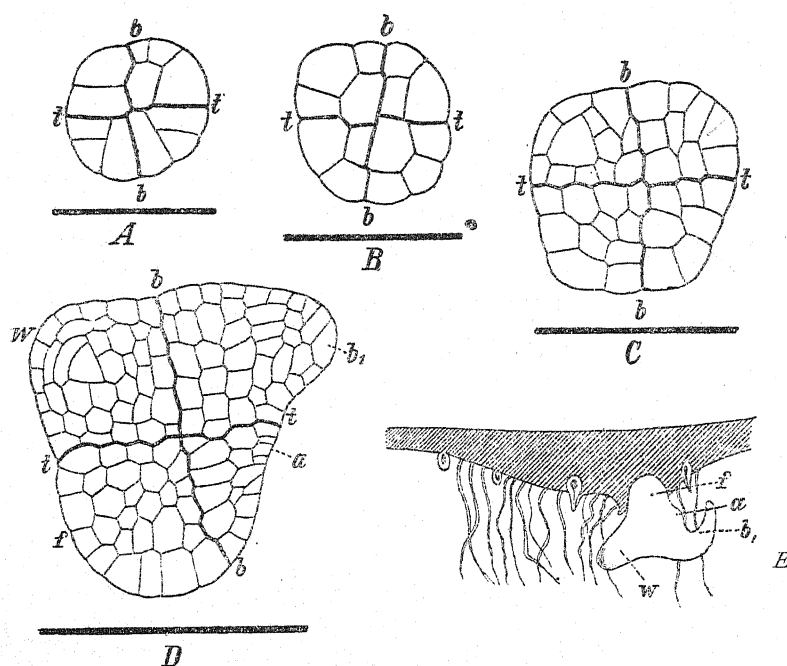
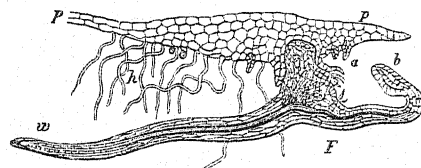


Fig. 110. Embryoentwicklung von *Pteris serrulata*. Die untere Linie gibt die Lage der Unterseite des Prothalliums an. a) Stammscheitel, b') erstes Blatt, w) Hauptwurzel, f) Fuss. E) schematischer Längsschnitt durch ein Prothallium mit zahlreichen Rhizoiden, einem Embryo, zwei unbefrucht. Archegonien und zwei Antheridien. (Nach Kienitz-Gerloff, E) nach Pax.) F) *Adiantum Capillus Veneris*. d) Prothallium, a) Archegonien, b) erstes Blatt, w) Hauptwurzel. (Nach Sachs.)



An den Blättern entwickeln sich auf verschiedene Weise Sporangien mit Sporen; es ist sonach diese Generation bloß sporentragend und ungeschlechtlich.

a) Der Embryo und das junge Pflänzchen.

Die Eizelle im Archegonium teilt sich nach der Befruchtung zuerst durch 3 Ebenen in 8 Oktanten (Fig. 110), von denen 2 in der oberen Hälfte dem ersten Blatte (dem Kotyledon), die weiteren zwei dem zweiten Blatte (unrichtig heisst es in der Literatur »die Stammknospe«) die Entstehung verleihen; aus den unteren zwei Hälften entsteht, dem Kotyledon gegenüber, der sogenannte »Fuss« und dem zweiten Blatte gegenüber die Wurzel. Die oberen und die unteren zwei Quadranten denken wir uns hier parallel zur Ebene des Prothalliums gestellt; infolge dessen bleibt der

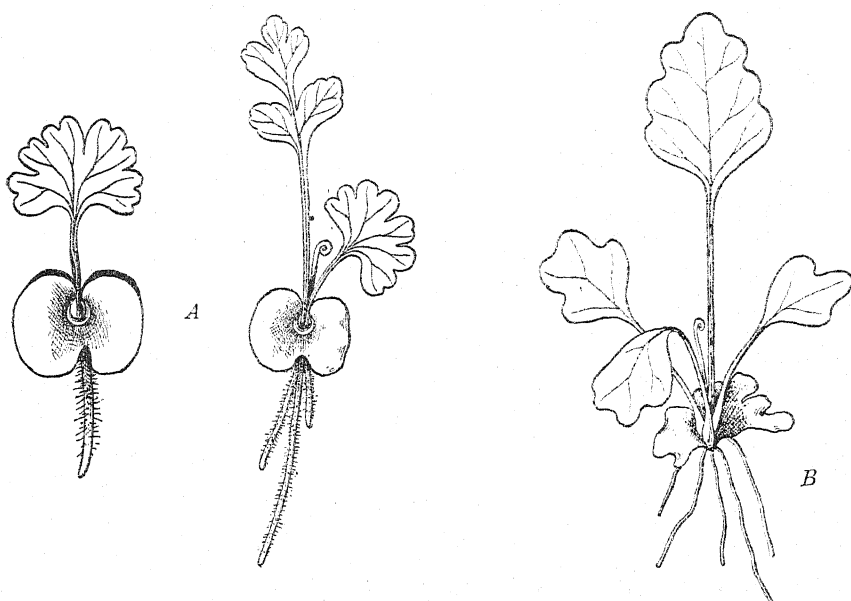
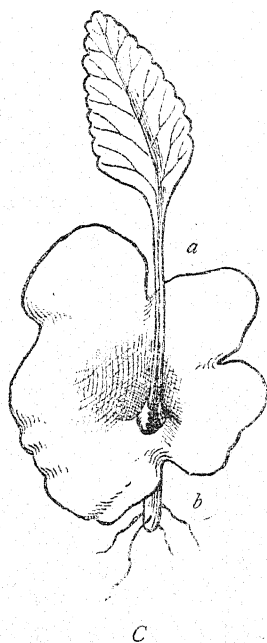


Fig. 111. A) *Asplenium violascens*. Entwicklung eines jungen Pflänzchens. B) *Scolopendrium vulgare*. Junge Keimpflanze mit ersten gelappten Blättern. C) *Angiopteris Teyssmanniana*. Junge Keimpflanze, a) das erste Blatt mit kleinen Stipularanhängseln, b) die erste Wurzel; die Pflanze durchbricht das Prothallium. (Orig.)



Fuss im Prothallium stecken, während die ersten Blätter unter dem Prothallium rechts und die Wurzel links zum Vorschein gelangt.

Der Fuss, mit welchem das junge Pflänzchen im Prothallium haftet, dient teilweise zur Zuführung von Nahrung aus dem Prothallium in den keimenden Embryo, teils als mechanische Stütze für die junge Pflanze. Dort, wo der ganze Embryo im Endosperm oder Prothallium eingebettet ist, pflegt der Fuss wenig entwickelt zu sein oder fehlt derselbe auch gänzlich (so bei vielen Selaginellen und Schachtelhalmen).

Es scheint aber, dass die Anlage der ersten Organe des keimenden Pflänzchens bei verschiedenen Gruppen der Gefässkryptogamen keineswegs den eben beschriebenen Oktanten entspricht und der Morphologie ist es demnach gleichgültig, wie sich die ersten Segmente im Embryo bilden. Vergleichen wir z. B., wie, ohne Rücksicht auf die Oktanten, der junge Embryo des Schachtelhalmes sich drei gleiche, in einer Ebene stehende Blatthöckerchen und

zwischen diesen einen Vegetationsgipfel bildet, während fast die ganze untere Hälfte die erste Wurzel anlegt. Nach Goebel richtet sich auch die Familie der *Marattiaceen* und die Gattung *Botrychium* nicht nach geteilten Oktanten. Auch verschiedene Arten der Gattung *Lycopodium* haben verschiedene Variationen der Teilung der Eizelle. Wichtiger für die vergleichende Morphologie ist es zu beobachten, wie die ersten Organe an der jungen Pflanze entstehen und in welchem Verhältnisse sie sich zu den Organen der entwickelten Pflanze befinden.

Interessant ist es, dass der Embryo lange in die Archegoniummembran eingehüllt ist, welche schliesslich unten von der ersten Wurzel und oben von dem ersten Blatte durchbrochen wird. Dieses lange Verbleiben der Archegoniummembran erinnert einigermaßen an die Calyptra der Muscineen.

Das an der jungen Pflanze der Farne zur Entwicklung gelangte erste Blatt ist in der Regel bedeutend kleiner als das folgende (Fig. 111) und ebenfalls in der Regel fast einfach, kaum hie und da schwach ausgeschnitten. In allen seinen Eigenschaften ähnelt es aber den weiteren Blättern, so dass die Bezeichnung »Kotyledon« hier unberechtigt ist. Die dem ersten nachfolgenden Blätter sind allmählich grösser und auch, was die Form anbelangt, nach und nach den definitiven Blättern immer ähnlicher. Eigentümlich ist die Erscheinung, dass die ersten jungen Blätter der Gattung *Scolopendrium* (welches, wie bekannt, einfache, längliche, ganzrandige Blätter hat) lappig eingeschnitten sind (Fig. 111). Wenn wir diese Erscheinung als Atavismus ansehen wollten, wie er bei keimenden Phanerogamen häufig vorzukommen pflegt, so müssten wir vermuten, dass die einfachen Blätter des *Scolopendrium* eine sekundäre Form, eine aus der geteilten Form entstandene Umwandlung sind. Die Hauptwurzel verlängert sich bedeutend und dringt in das Substrat ein. Sie ist am Ende mit einer Wurzelhaube und Haarfilz versehen. Die Hauptwurzel verzweigt sich aber regelmässig nicht und stirbt bald ab. An ihrer Stelle wachsen gleich bei der Entwicklung der ersten Blätter unter der Basis des Blattstiels Nebenwurzeln (Fig. 111), so dass schon das jüngste Pflänzchen so viel Wurzeln hat, als Blätter.

Die ersten, sowie auch die weiteren jungen Blätter eines jungen Farns wachsen aus der Basis des Prothalliums (wo sich auch die Archegonien befunden haben) und kommen in der Regel aus dem Einschnitte zwischen beiden Prothalliumlappen hervor (Fig. 111). Eine Ausnahme bildet in dieser Beziehung nach Luerssen die Gattung *Marattia* (und vielleicht auch die anderen *Marattiaceen*, welche ohnehin einen bedeutend abweichenden Farntypus vorstellen), deren erstes Blatt das Prothallium senkrecht ober der Erde durchbricht, während die erste Wurzel, dem ersten Blatte gegenüber, senkrecht in die Erde eindringt. Der Fuss ist hier nur schwach entwickelt. Ich konnte selbst die Entwicklung einer Keimpflanze von *Angiopteris* verfolgen und hiemit auch die Beobachtung Luerssens bestätigen. Auf beliebiger Stelle in der Fläche des verhältnismässig grossen

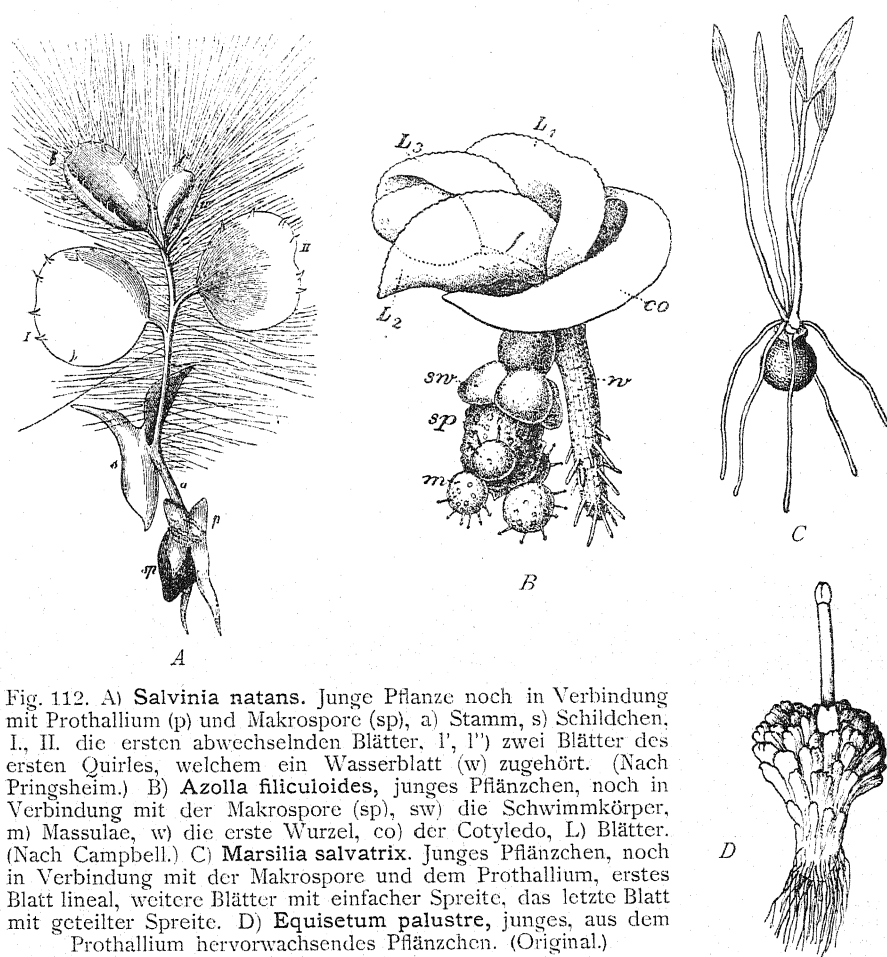


Fig. 112. A) *Salvinia natans*. Junge Pflanze noch in Verbindung mit Prothallium (p) und Makrospore (sp), a) Stamm, s) Schildchen, I, II. die ersten abwechselnden Blätter, I', I'') zwei Blätter des ersten Quirls, welchem ein Wasserblatt (w) zugehört. (Nach Pringsheim.) B) *Azolla filiculoides*, junges Pflänzchen, noch in Verbindung mit der Makrospore (sp), sw) die Schwimmkörper, m) Massulae, w) die erste Wurzel, co) der Cotyledo, L) Blätter. (Nach Campbell.) C) *Marsilia salvatrix*. Junges Pflänzchen, noch in Verbindung mit der Makrospore und dem Prothallium, erstes Blatt lineal, weitere Blätter mit einfacher Spreite, das letzte Blatt mit geteilter Spreite. D) *Equisetum palustre*, junges, aus dem Prothallium hervordachsendes Pflänzchen. (Original.)

Prothalliums bricht das erste, sehr einfach geformte Blatt hervor (Fig. 111), welchem auf der Unterseite des Prothalliums die erste, sehr starke Wurzel gegenübersteht, welche sich schwach verlängert. Schon auf dem ersten Blatte (Keimblatte) bemerkt man an der Stielbasis kleine Stipularanhängsel.

Die junge Keimpflanze von *Salvinia* (Fig. 112) entwickelt als erstes Blatt ein sogenanntes Schildchen, welches flach, dreilappig, kaum gestielt und sonach durch seine Form von den nachfolgenden Blättern sehr verschieden ist. Dieses Schildchen hat den Zweck, dadurch, dass es auf dem Wasser obenauf schwimmt, das wachsende Pflänzchen in wagrechter Lage zu erhalten, welche auch von der vollkommen entwickelten Pflanze beibehalten wird. Eine erste Wurzel wird nicht einmal im Embryo angelegt, denn die ganze untere Hälfte des Embryos verwandelt sich in einen Fuss. Auch an der entwickelten Pflanze bilden sich niemals Nebenwurzeln; die *Salvinia* bietet also das Beispiel einer wurzellosen Pflanze.

Auch die Keimpflanze der Gattung *Azolla* (Fig. 112) entwickelt ein erstes Blatt, welches sich von den folgenden bedeutend unterscheidet. Es sieht einer dütenförmigen Manchette ähnlich, welche die Keimpflanze rings umfasst und auf dem Wasser obenauf schwimmend, die junge Pflanze auf der Oberfläche des Wassers erhält. Die Hauptwurzel ist hier mächtig entwickelt.

Das junge Pflänzchen der Gattung *Marsilia* (Fig. 112) hat das erste Blatt lang-lineal. Das zweite trägt am Ende schon eine flache, länglich-lanzettliche (nicht gelenkte) Spreite; das dritte und vierte Blatt hat fortschreitend eine breitere Spreite und das fünfte weist bereits eine, in zwei Teile gespaltene Spreite auf. Die weiter noch folgenden Blätter zeigen schon die gewöhnliche Form.

Die Keimpflanze der Gattung *Pilularia* hat die ersten und die folgenden Blätter schmal-lineal.

Die junge Pflanze des Schachtelhalmes (*Equisetum*) hat eine dreizählige Scheide (Fig. 112) und unten eine mächtige Hauptwurzel, welche das fleischige Prothallium durchwächst.

Der Stengel wächst aus der Scheide heraus und trägt in regelmäßigen Abständen weitere Scheiden. Gewöhnlich erreicht aber diese erste Wurzel nicht ihre vollkommene Entwicklung, denn an ihrer Basis, schon in der Achsel der ersten Scheide, kommen Rhizome oder zweite Stengel hervor, welche erst bedeutend kräftig werden.

Die Keimpflanzen der Gattung *Lycopodium* sind in mehrfacher Beziehung sehr interessant, obzwar sie sich principiell von den vorangeführten durchaus nicht unterscheiden. Auch hier steckt der Embryo mit dem Fusse im Prothallium, auch hier entsteht dem ersten Blatte gegenüber die Wurzel, wie dies z. B. gut an *L. Selago* zu sehen ist. Häufig geschieht es aber, dass diese erste, dem ersten Blatte gegenüber tretende Wurzel sich stark knollenförmig verdickt. Dieses Gebilde wurde von Treub mit Unrecht »Protokorm« benannt, da in Wirklichkeit hier kein neues morphologisches Organ vorhanden ist. Diese Unrichtigkeit rührt davon her, dass es nicht begriffen wurde, was der »Protokorm« eigentlich bedeutet.*) Dass er eine wahre Wurzel ist, ersehen wir aus mehreren Gründen: 1. Entwickelt er sich dort, wo gewöhnlich die Hauptwurzel entsteht (vergl. z. B. *L. Selago* und *L. cernuum* (Englers Pflanzenfamilien, S. 573, 574). 2. Ist er auf der Oberseite mit Haarwurzeln wie eine wahre Wurzel bedeckt. 3. Wie Treub es zeichnet (Fig. 113), wächst neben dem »Protokorm« eine dünne

*) Pritzel in seiner Monografie der Lycopodiaceen (Englers Pflanzenfamilien) legt auch nicht dar, was unter dem »Protokorm« eigentlich zu verstehen sei. Schon Goebel (in seiner »Organographie«) nimmt gegen die Auffassung des Protokorms als eines eigenen Organs Stellung und betrachtet denselben als einen knollenförmig verdickten, hypokotylen Teil. Diese Deutung ist allerdings nicht sehr von der unseren entfernt, namentlich deshalb, weil es bei den Phanerogamen manchmal schwer ist zu sagen, was ein Hypokotyl und was eine Wurzel ist. Bei den Bärlappen ist es überhaupt verfehlt, von Hypokotylen zu reden.

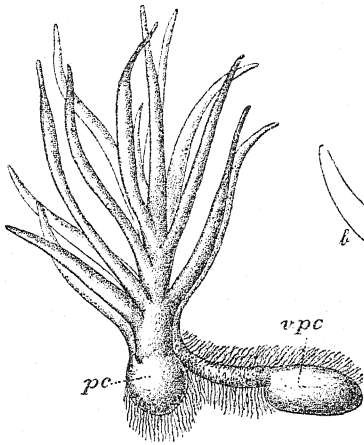


Fig. 113. *Lycopodium cernuum*, junges Pflänzchen, pc) sogenannter »Proto-korm«, vpc) Wurzelknolle. (Nach Treub.)

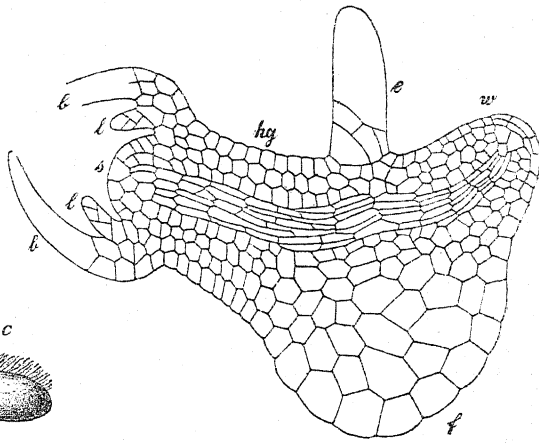


Fig. 114. Embryo von *Selaginella* im Längsschnitt, s) Stammscheitel, b) Cotyledonen, l) Ligula, hg) Hypokotyl, w) Hauptwurzel, f) Fuss, e) Embryoträger. (Nach Pfeffer.)

Wurzel, welche ebenfalls am Ende knollenförmig sich verdickt (vpc). 4. Bei der Gattung *Phylloglossum* bilden sich solcher Knollen mehrere (gewöhnlich zwei), welche an der Unterseite des Stengels neben den dünnen Wurzeln hervorkommen. Es sind dies also verdickte und nicht verdickte Wurzeln (genau so, wie bei der Gattung *Orchis*).

Bei vielen Arten der Gattung *Lycopodium* differenziert sich der Fuss noch in ein besonderes Gebilde, den »Embryoträger« genannt, vermittelt dessen der Embryo im Archegonium hängt und welcher morphologisch identisch ist mit dem »Suspensor« der Phanerogamen. Wenn wir den mit Fuss und Embryoträger versehenen Embryo eines *Lycopodiums* mit dem Embryo eines Farns vergleichen, so sehen wir (Fig. 114), dass dem Fusse bei den Farnen der Embryoträger und Fuss bei den Bärlappen (und ebenso auch bei den Selaginellen) entspricht. Es will uns daher bedünken, dass es nicht ganz richtig ist, bei den Bärlappen und Selaginellen überhaupt einen Fuss zu unterscheiden, denn er ist hier kein besonderes Organ und verschwindet in der Tat bei einigen Arten (z. B. bei *S. selaginoides* u. a.) gänzlich.

Die junge Keimpflanze von *Selaginella* (Taf. II. Fig. 2) ist in mehrfacher Beziehung belehrend, weil wir in derselben zuerst die gleichen Bestandteile wie bei einer dicotylen Phanerogame vorfinden. Wir sehen hier die erste Hauptwurzel (b), den hypokotylen Teil (c), auf welchem zwei gegenständige, grüne Blätter als zwei Kotyledonen (d) sitzen. Diese Blätter sind den folgenden Blättern ganz und gar ähnlich, haben entwickelte und charakteristische Ligulen wie die anderen Blätter, während die Kotyledonen der Phanerogamen stets mehr oder weniger von den Blättern

verschieden sind. Der Stengel teilt sich ober den Kotyledonen dichotomisch in zwei Äste und zwar quer zur Mediane der beiden Keimblätter. Das ganze Pflänzchen steckt mit dem Fusse und dem Embryoträger in dem, im hornartigen Exosporium der Makrospore eingeschlossenen Endosperm, also ganz so, wie die Dikotylen aus dem endospermhaltigen Samen keimen. Von einem Prothallium ist hier keine Spur. In diesem Keimpflänzchen der *Selaginella* sehen wir also das erste Bild einer Phanerogame.

Einen eigentümlichen Fall führt Hofmeister bei der Art *Selaginella Martensii* an, wo aus einer Makrospore zwei Pflänzchen keimen. Dies hat seinen Ursprung vielleicht darin, dass zwei Archegonien befruchtet wurden.

Das vergleichende Studium der Keimpflanzen verschiedener Typen der Gefässkryptogamen führt uns zu wichtigen Erkenntnissen, auf Grund deren wir uns eine Idee über die Zusammensetzung des beblätterten Stammes der Gefässkryptogamen und der Phanerogamen überhaupt aufbauen können. Über die Gliederung der Kaulome der Phanerogamen wird noch später im ersten Kapitel des zweiten Teiles unseres Werkes gehandelt werden.

Wenn wir irgend einen beliebigen, keimenden Farn beobachten, so finden wir, dass aus der oberen Hälfte des Embryos sich zunächst ein stark angelegtes erstes Blatt (welches auch Kotyledon genannt wird) bildet. Die Autoren sagen zwar, dass aus dem zweiten Teile der oberen Hälfte der Achsenscheitel entsteht, aber dies ist nicht der Fall, wenigstens in den allerhäufigsten Fällen, denn dieser Stammscheitel wächst nicht in eine Achse aus, sondern in ein zweites Blatt, aus welchem sich das dritte Blatt bildet und erst nach einigen Blättern konsolidiert sich der Achsenscheitel, welcher dann seitwärts Blatthöckerchen abteilt. Allerdings, bei einigen Farnen werden schon frühzeitig auf dem keimenden Embryo einige Blatthöckerchen nacheinander sichtbar, aber auch in diesem Falle kommt der Achsenscheitel zwischen diesen Höckerchen nicht scharf zum Vorschein.

Bei anderen Farnen aber legt sich im Gegensatze zu dem Gesagten ein Blatt aus dem anderen successive an und lange kann von einer Mittelachse keine Rede sein. In dieser Beziehung ist *Ceratopteris* am merkwürdigsten. Die Keimpflanze haftet hier mit einem ganz unbedeutenden Fusse im Prothallium und treibt dann ein erstes, flaches, ganzrandiges Blatt (Fig. 115), welches nach untenhin die erste Wurzel mit einer Haube (k) treibt. In diesem Stadium ist von einem Achsenscheitel gar keine Spur. Später kommt auf dem Blattstiel ein kleiner Höcker (III. p) zum Vorschein, welcher aber nicht zu einer Achse, sondern zu einem zweiten, dem ersten ähnlichen Blatte aufwächst (IV. 2). An der Basis des Blattstiels dieses zweiten Blattes erscheint abermals ein Höckerchen, bald nach demselben ein zweites und zwischen diesen Höckerchen formt sich erst der Achsenscheitel. Dass in Wirklichkeit diese weiteren Höckerchen noch nicht als irgend eine Mittelachse betrachtet werden können, geht daraus hervor

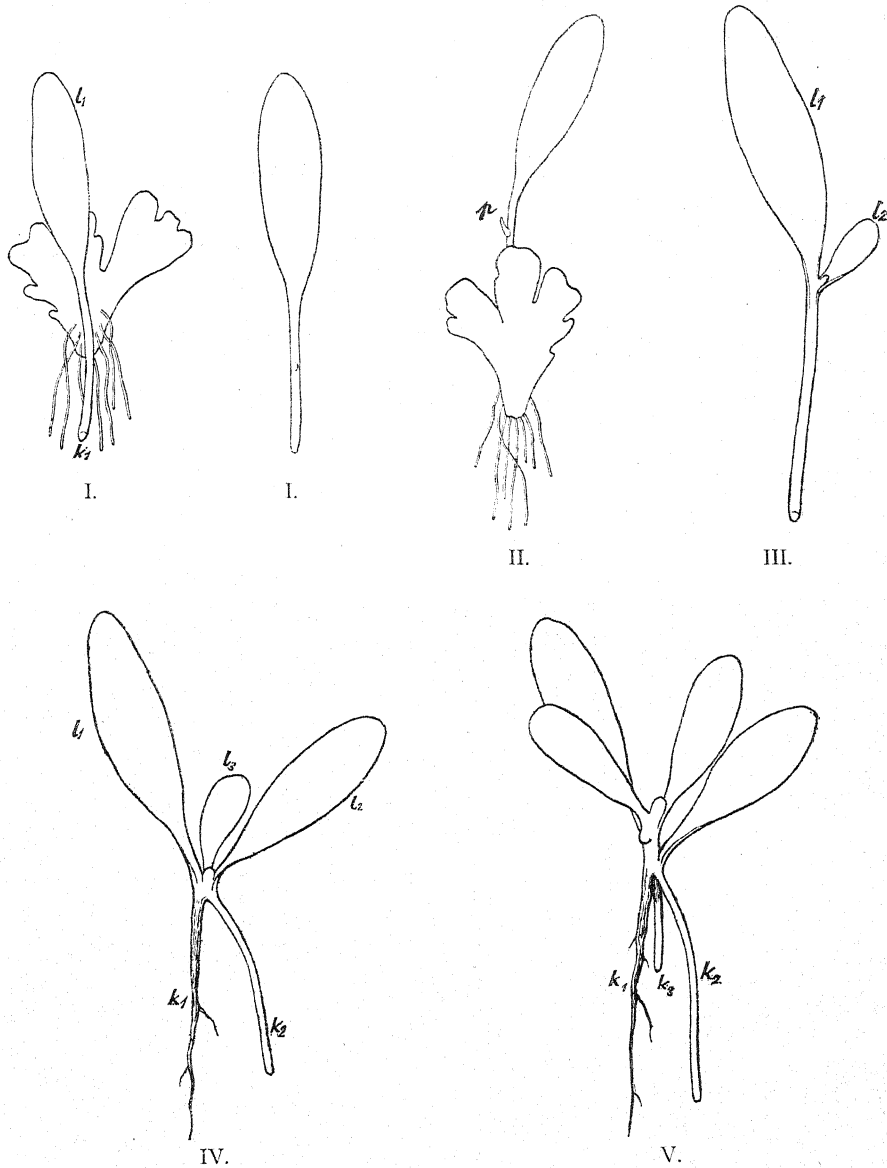


Fig. 115. *Ceratopteris thalictroides*. Entwicklung der jungen Pflanze, pr) Prothallium, k₁) Hauptwurzel, k₂) Nebenwurzel, unter jedem Blatte, l) Blätter, p) ein Höcker auf dem ersten Blattstiele, aus welchem sich das zweite Blatt entwickelt. (Original.)

dass sie deutlich an der Basis des zweiten Blattes und keineswegs zwischen dem ersten und zweiten Blatte sitzen. Unter jedem Blatte wächst successive exogen eine Nebenwurzel. Die Hauptwurzel stirbt mittlerweile ab.

Auch auf der älteren Keimpflanze (VII.) ist deutlich zu sehen, dass die Achse noch ganz unbedeutend angelegt ist und dass sie eigentlich aus den Blattbasen besteht.

An *Ceratopteris* sehen wir also ohne Theorie, dass die beblätterte Achse der Farne nur aus Gliedern besteht, deren Beendigung die Blätter bilden. Diese Gliederung tritt bei den Farnen viel deutlicher hervor, als bei den Phanerogamen, weil die Farnblätter viel mächtiger entwickelt sind, lange Zeit zu ihrer vollkommenen Entwicklung brauchen, und auch dann noch, wenn die Spreite abgestorben ist, ihre Basis längere Zeit hindurch weiter

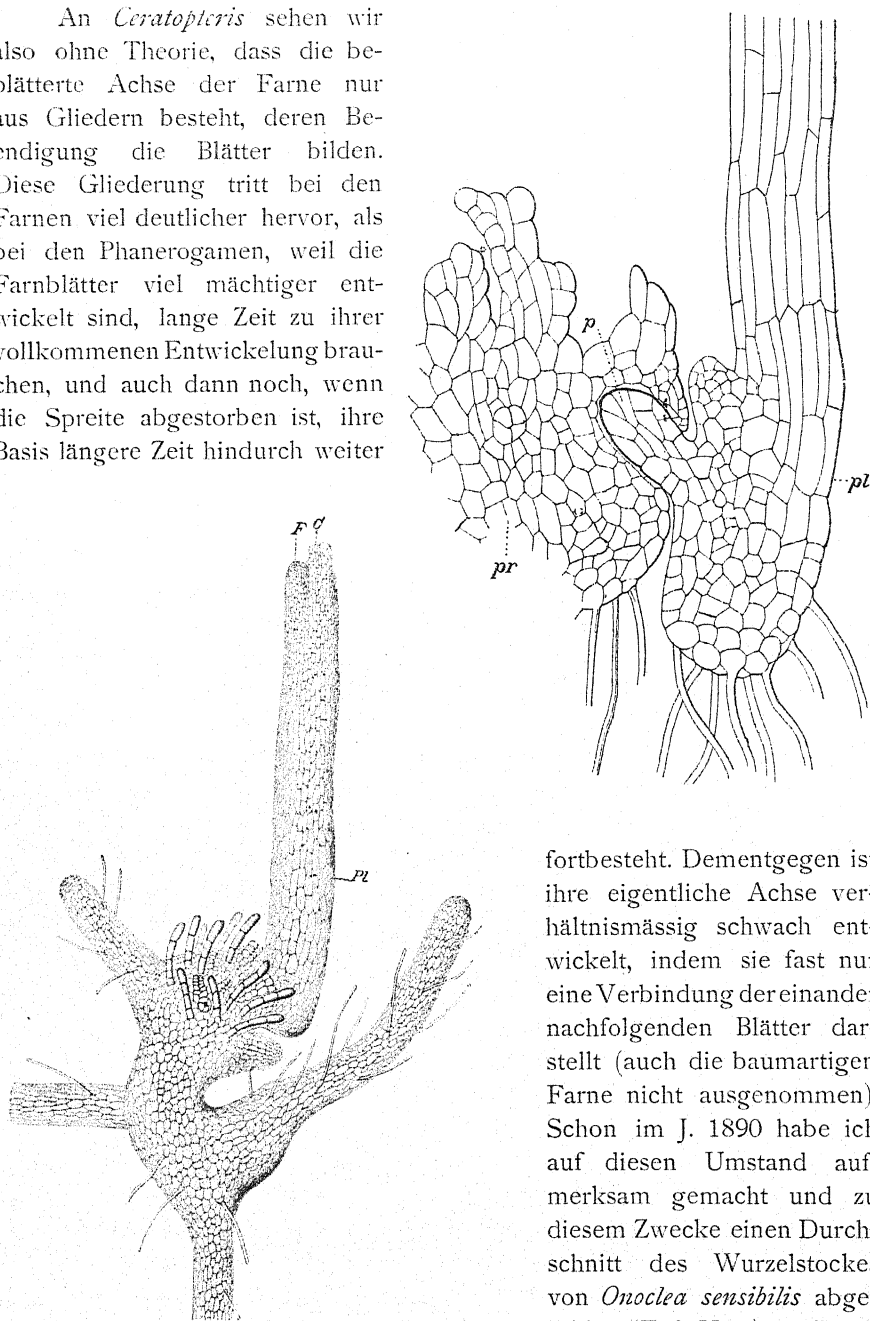


Fig. 116. *Lycopodium cernuum*, Längsschnitt durch ein einblättriges Pflänzchen: pr) Prothallium, p) Fuss, pl) erstes Blatt. (Nach Treub.) — *Lycopodium Phlegmaria* (unten). Junges Pflänzchen aus dem Prothallium hervortretend, C) erstes Blatt, F) zweites Blatt. (Nach Treub.)

fortbesteht. Dementgegen ist ihre eigentliche Achse verhältnismässig schwach entwickelt, indem sie fast nur eine Verbindung der einander nachfolgenden Blätter darstellt (auch die baumartigen Farne nicht ausgenommen). Schon im J. 1890 habe ich auf diesen Umstand aufmerksam gemacht und zu diesem Zwecke einen Durchschnitt des Wurzelstockes von *Onoclea sensibilis* abgebildet (Taf. V. 3), auf welchem schön zu sehen ist, welchen geringen Anteil an diesem Rhizom die eigentliche Achse hat.

Bei den Bärlappen, Lepidodendren und Sigillarien treten allerdings die Blätter ihrer Grösse nach gegenüber den mächtig entwickelten Stämmen zurück, so dass hier beiläufig dasselbe Verhältnis eintritt, wie bei unseren dicotylen Bäumen. Doch auch dieser Typus widerspricht keineswegs der Zusammensetzung des Stammes der Farne, denn er hat sich erst im Verlaufe der Zeiten entwickelt. Im jungen Stadium an den Keimpflanzen der Bärlappen können wir sehr schön verfolgen, wie beim Keimen wirklich blos Blätter angelegt werden u. erst später die Achse sich konstituiert. Lehrreiche Belege hiefür haben wir an den Abbildungen Treubs von *Lycopodium cernuum* (Fig. 116, 117), wo sich das erste Blatt deutlich entwickelt, aus diesem das zweite und aus letzterem wiederum das dritte etc., ohne dass bis dahin auch nur eine Andeutung von einem Vegetationsgipfel zu bemerken wäre. Nicht minder schön können wir denselben

Vorgang an *Lycopodium Phlegmaria* beobachten (Fig. 116), wo gar das erste Blatt hoch emporwächst und hoch ober dessen Basis sich ein Höckerchen herauswölbt, welches aber bei weitem nicht zu einer Achse aufwächst, sondern abermals ein Blatt bildet. Von einem Achsenscheitel ist hier überhaupt keine Spur. Und dennoch sind beide genannten Lycopodien im vollkommen ausgebildeten Zustande derart entwickelt, dass die Blätter gegenüber der Achse in den Hintergrund treten, woraus mit Recht geschlossen werden kann, dass auch die keimenden Lepidodendren und Sigillarien einen gleichen Entwicklungsgang genommen haben.

Auch der keimende Embryo von *Isoëtes* hat (nach Hofmeister) ein erstes starkes Blatt, welches senkrecht über dem Substrat aufwächst. Er trägt an der inneren Basis bereits eine entwickelte Ligula (Fig. 118 p). Ihm gegenüber, hinunter in das Substrat, treibt er die erste Wurzel (r);



Fig. 117. *Lycopodium cernuum*, junges Pflänzchen, mit 3 ersten Blättern. (Nach Treub.)

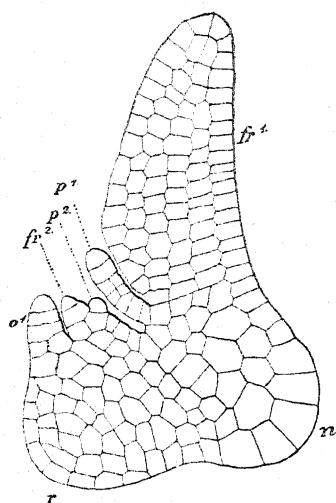


Fig. 118. *Isoëtes lacustris*, Embryo im Längsschnitt, n) Fuss, a) Hauptwurzel, o¹) Blattscheide, fr¹) erstes Blatt, p¹) seine Ligula, fr²) zweites Blatt. (Nach Hofmeister.)

der Fuss (n) ist nur schwach angedeutet. Bald nach dem ersten Blatt beginnt sich der Höcker des zweiten Blattes zu wölben (fr²); von einem Achsenscheitel ist aber noch immer keine Spur. Dieser formt sich erst nach einigen Blättern. Die Entwicklung von *Isoëtes* stimmt also vollkommen mit Treubs eben beschriebenen Bärlappen überein.

Von diesem Typus der Keimentwicklung bei den Gefässkryptogamen müssen wir aber jene Fälle unterscheiden, wo die ersten Blätter (Kotyledonen) sofort bei der ersten Entwicklung aus dem Embryo gleich gross sind, zu gleicher Zeit sich entwickeln und in einem Kreise stehen. Es sind dies gegen- oder quirlständige Blätter oder Kotyledonen. Ein solches Beispiel haben wir bei *Selaginella* und *Equisetum*. Hier müssen wir wieder ein

einfaches Glied annehmen, welches sich am Ende in zwei Kotyledonen teilt und selbst wieder zwischen den Letzteren entweder ein weiteres ähnliches Glied (*Equisetum*) oder einfache und anders angeordnete Glieder erzeugt (*Selaginella*). Mit anderen Worten gesagt, haben wir hier ein Beispiel dicotyler Pflanzen im Reiche der Phanerogamen*), so dass schon unter den Gefässkryptogamen mono- und dicotyle Typen gut unterschieden werden können!

b) Die Blätter der Gefässkryptogamen.

Die Blätter der Gefässkryptogamen haben je nach den Haupttypen dieser Pflanzenabteilung auch eine verschiedene Beschaffenheit. Man kann hier im Ganzen 4 Kategorien unterscheiden: 1. die Blätter der Pteridophyten, 2. die Blätter der Equisetineen, 3. die Blätter der Lycopodineen und 4. die Blätter der Gattung *Isoëtes*.

Nicht nur die Morphologie dieser Blattformen, sondern auch ihre Stellung und ihr Verhältnis zur Achse, an welcher sie sitzen, sind ziemlich verschieden.

Die Blätter der Pteridophyten (auch Wedel genannt) haben häufig grosse Dimensionen, wenigstens im Verhältnis zu der Achse, an welcher sie sitzen. Abgesehen von den geringen Ausnahmen in der Familie

*) Über dieses Thema wird ebenfalls noch im II. Teile dieses Werkes gehandelt werden.

der *Hymenophyllaceen*, wo bei einigen Arten der Gattungen *Hymenophyllum* und *Trichomanes* die Blätter kaum 1 cm gross sind, erreichen sie in allen anderen Fällen bedeutende Dimensionen. Schon die Blätter unseres gemeinen *Aspidium Filix mas* oder *A. spinulosum* erreichen manchmal die Höhe von 1—2 m; auch die Blätter der allgemein verbreiteten *Pteris aquilina* nehmen in unseren Wäldern sehr bedeutende Dimensionen an und soll dieser kosmopolitische Farn in Neuseeland, wo er grosse Bestände in Wäldern bildet, sogar die doppelte Höhe eines Menschen erreichen. Die Blätter der baumartigen *Alsophila australis* werden bis 5 m lang und 2 m breit, ebenso riesig gross werden die Blätter der Gattungen *Angiopteris* und *Marattia*, deren Blattstiele am Stamme die Stärke eines Menschenfusses erreichen. Überhaupt ist die Anzahl von riesigen Farnen aus verschiedenen Familien in allen heissen Ländern gross.

Wenn wir im Allgemeinen die Blätter der Farne mit jenen der Phanerogamen vergleichen, so finden wir einige Punkte, wodurch sie sich denselben gegenüber charakterisieren:

1. Alle Blätter der Farne wachsen an der Spitze (des Haupt- und der Seitenabschnitte), in Folge dessen sind sie an der Basis am ältesten.
2. Die Blätter der Farne entwickeln sich in der Jugend sehr langsam und manche von ihnen sind auch lange Zeit hindurch ausdauernd, indem sie fortwährend mittelst der lebenden Spitze nachwachsen.
3. Die Blattspitzen sind in der Jugend spiralig einwärts gerollt.
4. Die Epidermis der Blattspreite enthält Chlorophyll.
5. Die Nervatur ist charakteristisch.
6. Die Farnblätter haben Spreuschuppen, welche (wie die Trichome) namentlich die Blattbasis und die jungen Blätter bedecken.
7. Die Metamorphose der Blätter an der Achse ist sehr gering oder überhaupt gar nicht vorhanden.

Bei den Phanerogamen kommen allerdings hie und da ähnliche Erscheinungen wie bei den Farnblättern vor, es sind dies aber immer seltene Ausnahmen. Dagegen gibt es von den oben angeführten 7 Punkten bei den Pteridophyten tatsächlich äusserst wenig Ausnahmen.

Schenken wir nun den hervorgehobenen 7 Punkten nähere Aufmerksamkeit.

Die Blätter sind unter dem Ende des Achselscheitels als einfache Höckerchen angelegt, welche häufig zu einem einfachen Ansatz aufwachsen, an welchem von einer Spreite noch gar keine Spur ist. So ist es z. B. der Fall bei der gemeinen *Pteris aquilina*, wo die Blattansätze im ersten Jahre ganz spreitenlos sind und den Höckerchen der Seitenäste völlig gleichen. Erst im zweiten Jahre zeigt sich an ihrer Spitze ein kleines Spreitchen, welches dann im dritten Jahre sich in eine oberirdische Blattspreite ausbreitet. Auch die Blätter von *Aspidium Filix mas* wachsen drei Jahre.

Die Anzahl der jährlich an der Achse sich entwickelnden Blätter ist verschieden, aber im Ganzen nirgends bedeutend. Bei der Gattung *Ophio-*

glossum und *Botrychium* wächst aus dem unterirdischen Wurzelstock alljährlich bloß ein einziges Blatt, so daß auf dem gegliederten Rhizom nach dessen Gliedern sein Alter abgezählt werden kann (siehe Fig. 120). Die Entstehung der ersten Blätter ist bei den beiden genannten Gattungen eigentümlich. Das oberirdische Blatt von *Botrychium* (Fig. 120) ist an der Basis von Fransen (*a*) eingehüllt, welche aus der zerschlitzen Basis des vorjährigen Blattes herrühren. Es bilden sich nämlich die jungen Blätter stets in der hohlen Basis des alten Blattes (Fig. 120) und ist immer bereits das vierte angelegt, so daß aus dem ersten Blatthöckerchen erst im fünften Jahre ein vollkommen entwickeltes Blatt über der Erde hervor- kommt. Hier braucht also das Blatt zu seiner vollkommenen Entwicklung volle fünf Jahre.

Die junge Pflanze (Fig. 120) trägt bloß ein einfaches Endblatt und hat eine Haupt- und einige Nebenwurzeln, zwischen welchen der Überrest des trocken gewordenen Prothalliums zu sehen ist. Die junge Pflanze besteht tatsächlich bloß aus dem ersten Blatte, denn nur aus der Basis dieses Blattes entsteht der erste Rhizomteil und so fort bei allen folgenden Blättern.*) Deshalb ist auch das Rhizom deutlich in Glieder geteilt! Hier haben wir also eine glänzende Bestätigung der früher gegebenen Erklärung, derzufolge die Achse der Gefäßkryptogamen sich bloß aus den Basen der einzelnen Blätter zusammensetzt. Was wir früher an den Keimpflanzen der Farne bewiesen haben, wiederholt sich bei der Gattung *Botrychium* ihr ganzes Leben über.

Auch *Ophioglossum* bildet jährlich bloß ein Blatt, aber die Rhizome sind mehr verkürzt und die jungen Blätter bilden sich nicht in der Basis des alten Blattes, sondern an der Basis neben dem alten Blatte (Taf. II.) Das Ganze sieht wie eine Basalknospe aus, welche an der Oberfläche mit einer starken, kegelförmigen Hülle oder Scheide (Fig. 5, Taf. II.) gedeckt ist. Aus den vertrockneten Resten dieser Scheide entsteht dann die Hülle an der Basis des Stieles des vollkommen entwickelten Blattes (*a*). Über die Bedeutung dieser Hülle gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Am geläufigsten ist die Ansicht, daß diese Hülle ein Nebenblattgebilde sei, welches den gehörten Nebenblättern der Gattung *Angiopteris* gleich- artig ist. Es würde also die Hülle als Achselnebenblatt zu dem entwickelten alten Blatte gehören. Bemerkenswert ist jedoch, daß schon das junge Keimpflänzchen an der Oberfläche (Fig. 7) diese Scheide besitzt. Dem- zufolge wäre diese Scheide ein schuppenförmiges, umgewandeltes Blatt, welches mit dem Spreitenblatt abwechselt. Die junge Pflanze (Fig. 7), welche es mir vor Jahren zu finden gelang, zeugt wenigstens dafür.

In der bemerkenswerten Arbeit Bruchmanns »Über das Prothallium und die Keimpflanze von *Ophioglossum vulgatum*« (Botan. Zeitung, 1904,

*) Es ist ein Irrtum, wenn Sachs (Lehrb. S. 276, Fig. 203, s) die Stelle *s* in der Blattbasis von *Botrychium* als Stammscheitel bezeichnet, denn es ist wohl nichts anderes, als der jüngste Blatthöcker, was wohl aus der Abbildung selbst augenscheinlich ist.



Fig. 119. *Blechnum Patersonii*, a) zwei lineale Sporophylle, unten ein junges schneckenförmig eingerolltes Sporophyll. (Original.) *Pteris cretica*, junges Blatt mit hackenförmig gekrümmter, gerader Spitze. (Original.)

Nr. 12), welche ich eben diese Tage gelesen habe, stimmt im Wesentlichen die Beschreibung der Keimpflanze mit derjenigen, welche ich bereits auf Grundlage einer Keimpflanze, die ich vor 15 Jahren gefunden habe, gut überein. Unsere Keimpflanze stellt nur ein älteres Stadium dar, wo bereits mehrere Wurzeln entwickelt sind. Prothalliumsüberreste zeugen am besten, dass es keine Adventivwurzelknospe sein kann.

Befremdend scheint mir die Erklärung Bruchmanns der ersten Blathülle (VIII. 61, hl₁), derzufolge dieselbe sowie die folgenden, die jungen Blattanlagen deckenden Hüllen eine Nebenblattbildung darstellen sollte. Das erste Blatt hat nach Bruchmann seine Nebenblathülle in der Achsel in der Weise, dass sie das zweite Blatt deckt. Weil nun die erste Hülle das erste Blatt deckt, so ist es wohl morphologisch widersinnig dem ersten Blatte noch eine zweite (äussere) Nebenblathülle anzurechnen. Solche Nebenblätter sind nirgends im Pflanzenreiche bekannt.

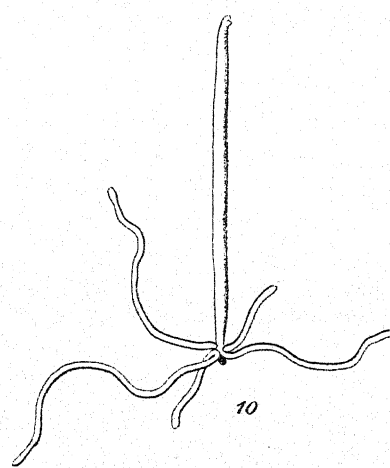
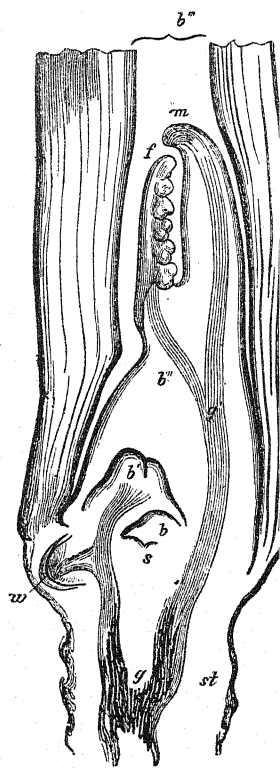
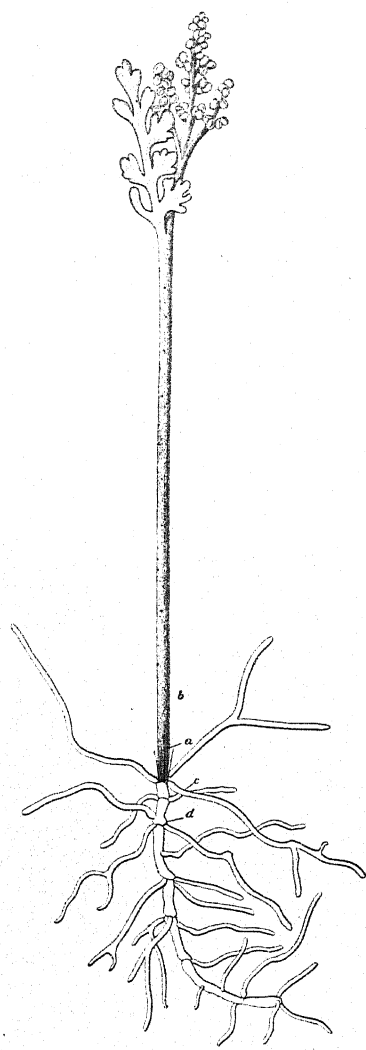


Fig. 120. *Botrychium matricariaefolium*. Ganze Pflanze, mit gegliedertem Rhizome (d), Nebenwurzeln (c), Blattfasern vom vorjährigen Blatte (a) und einem Blatte (b). B) Ein junges Pflänzchen mit erstem Blatte und vertrocknetem Prothallium. (Nach Velen.) A) *B. Lunaria*, Längsschnitt durch den unteren Teil der Pflanze: st) Stamm, g, g') die Gefässbündel, w) junge Wurzel, s) Stammscheitel (?), b) Blätter, b'') diesjähriges entwickeltes Blatt, f) fertile, m) sterile Blatthälfte (nach Sachs.)

B

Die Entdeckungen Bruchmanns bestätigen umgekehrt am deutlichsten unsere Deutung in dem Sinne, dass die Hüllen als metamorphosierte Blätter sind, welche mit den grünen Blättern abwechseln. Bruchmann hat eigentlich nur die Meinung Rostowzew's, der ebenfalls die Hüllen der *Ophioglossum*-Blätter für Nebenblätter erklärt, angenommen.

Die Blattspreite der Farne ist am Ende spiralig eingerollt und rollt sich im Verlaufe des Wachstums auf. Die Fruchtblätter der Art *Blechnum Patersonii* (Fig. 119) sind mehrmals, wie eine Uhrfeder zusammengerollt. Eine Ausnahme hievon bilden blos *Pteris cretica*, *P. umbrosa*, *P. serrulata*, bei denen das junge Blatt zwar nach innen herabgebogen, aber nicht ein-

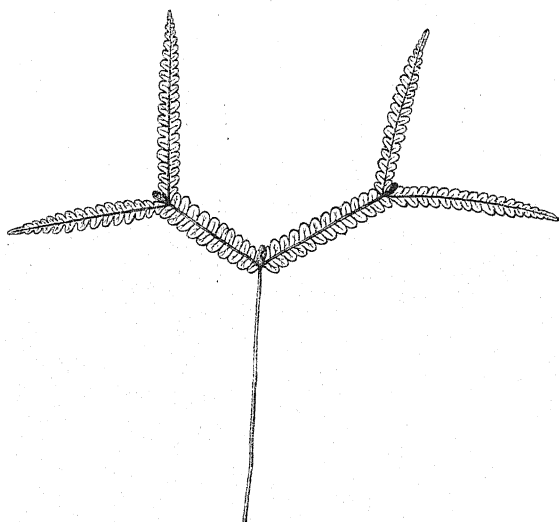


Fig. 120a. *Gleichenia*, schematisiertes Blatt aus der Section Halopterygium. (Original.)

gerollt ist (Fig. 119), auch die Blattabschnitte sind gerade, nicht eingerollt. Dieselbe Erscheinung finden wir bei den zartblättrigen Arten der Gattungen *Hymenophyllum* und *Trichomanes*, wo die Blattentwicklung bald abgeschlossen ist. Ebenso verhalten sich die Blätter der Gattungen *Ophioglossum* und *Botrychium*, welche in der Jugend nicht eingerollt sind.

Eigentümliche Blätter hat in der Jugend *Aspidium aculeatum*. Dieselben besitzen in diesem Altersstadium eine nach hinten überhängende Spreite, deren Spitze jedoch spiralig einwärts gerollt ist. Erst später richtet sich das Blatt auf und tritt die Aufrollung des eingerollten Teiles ein.

Die Blätter der Gattung *Nephrolepis* sind sehr lang, einfach gefiedert und wachsen mit der eingerollten Spitze unaufhörlich weiter, so dass der Unterteil des Blattes schon lange ausgefallene Sporangien zeigt, während die Spitze des Blattes weiter wächst und neue Sporangien bildet. *Nephrolepis exaltata* hat deutlich sichtbare jährliche Absätze an dem langen Blatte

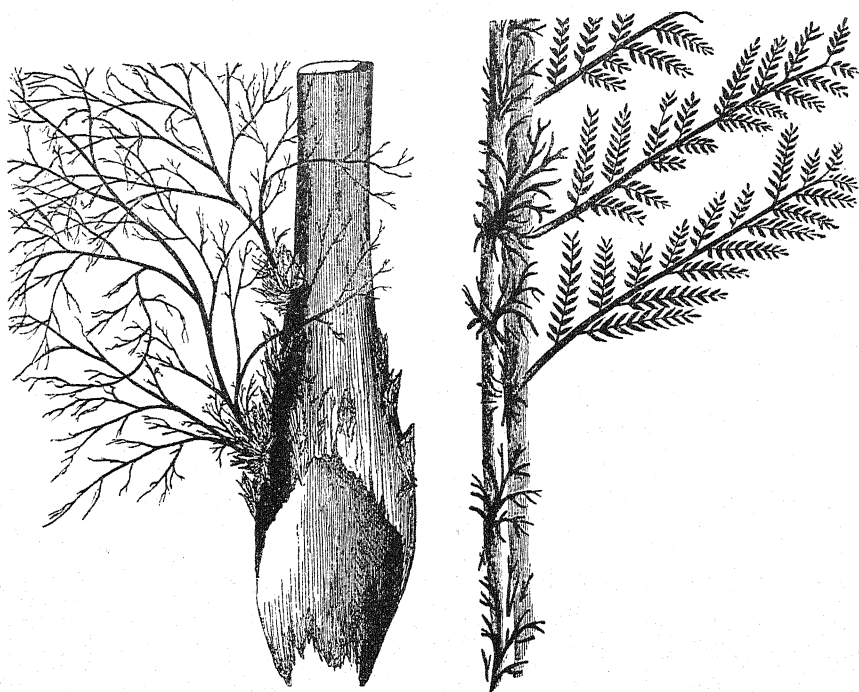


Fig. 121. Aphlebien am Grunde eines Blattstiels von der lebenden *Hemitelia capensis*.
Fig. 1. (rechts) Aphlebien am Blatte der Steinkohlenart *Sphenopteris crenata* Lndl.
(Nach Schimper.)

infolge der Verkleinerung der Fiederblättchen zu Ende eines jeden Jahres. Dieselbe Beobachtung kann man bei einigen Arten der Gattung *Hymenophyllum* (*H. interruptum*, *H. plumosum*) machen.

Die Gattung *Gleichenia* (Fig. 120a) hat grosse, gabelige Blätter, welche ebenfalls jahrelang nachwachsen. Das Wachstum erfolgt hier aus dem immer lebendigen, am Ende der Gabeln befindlichen Scheitel, der in kleinen Blattabschnitten eingehüllt ist, so dass er eine Knospe nachahmt. Wenn eine neue Gabel aus der Knospe herauswächst, sitzen an ihrer Basis die Hüllenabschnitte als kleine Blättchen, welche von Manchen (Potoné u. a.) als besondere Adventivblätter (Aphlebien) angesehen wurden.*) Die Blätter der *Gleichenien* sind daher nicht dichotomisch geteilt, weil sie einen

*) Die sogen. Aphlebien (Fig. 121) kommen an der Basis der Blattstiele oder an der Hauptrippe der gefiederten grossen Blätter einiger exotischer, hauptsächlich baumartiger Farne (bei den Cyatheaceen, dann bei *Lomariopsis sorbifolia*), ferner häufig an Blättern palaeozoischer Farne vor. Es sind dies blattartige Auswüchse, welche infolge der Teilung und Gestalt ihrer Abschnitte dem Blatte, welchem sie aufsitzen, gar nicht ähnlich sind. Es hat den Anschein, als ob aus einem Farn eine andere Farnart hervorwächse. Ich hatte selbst leider nicht die Gelegenheit diese wunderbare Sache zu untersuchen, möchte aber aus mangelhaften Angaben der Autoren urteilen, dass hier vielleicht nur

Vegetationsgipfel besitzen, welcher in Form der ruhenden Knospe zwischen den beiden Gabelästen sitzt.

Die sonderbarsten Blätter hat in dieser Beziehung die Gattung *Lygodium*. Hier wachsen aus dem dichotomisch verzweigten unterirdischen Rhizom dünnstielige Blätter, welche in flache Seitenabschnitte geteilt sind, während die Rachis unendlich weiter wächst, indem sie meterweit an Bäumen fort klimmt. Das junge Ende segmentiert also unausgesetzt neue seitliche Abschnitte, welche allerdings so wie Seitenblätter an einem rankenden Stengel aussehen. An den Glashausarten, welche zu beobachten ich Gelegenheit hatte, sterben aber diese Blätter in 1—2 Jahren ab und bilden sich neue Blätter aus den Rhizomen. Sonderbar ist es, dass auch die seitlichen Abschnitte dieser Blätter zwischen 2 Gabeln einen stabilen Knospenscheitel wie *Gleichenia* (Fig. 122) besitzen. Ich habe aber niemals beobachtet, dass aus dieser »Knospe« wiederum ein Blatt auswachsen würde. Vielleicht kommen in der Natur dennoch solche Fälle vor.

Auch die *Lindsaya scandens* Mett. (Portorico) hat sehr lange, hoch klimmende Blätter, welche mehrmals gefiedert sind und deren Blattfieder ersten Grades an der Rachis paarig gestellt sind. Die Blätter treten aus einem kriechenden Rhizome hervor.

Rundliche Blätter, so namentlich die Mantelblätter einiger *Platy-cerien* wachsen fast an ihrem ganzen Umfange und sind auch in der Jugend mit dem Rande nach innen eingerollt. Die runden Blätter von *Trichomanes peltatum* und *T. Hildebrandtii* wachsen am ganzen Umfange, sind aber in der Jugend flach, nicht eingerollt.

Eine Eigentümlichkeit der Farnblätter sind die Epidermiszellen, welche in der Regel Chlorophyllkörner enthalten, was bei den Phanerogamen eine Seltenheit ist. Im Ganzen ist nicht nur das Epidermis- sondern auch das innere Gewebe des Blattmesophylls sehr zart, weshalb die Farnblätter fast ausnahmslos dünn, leicht verwelkend sind. Aus diesem Grunde suchen die Farne in der Natur schattige und feuchte Standorte auf. Solche Farne bilden häufig an der Oberfläche der Blätter weder Spaltöffnungen noch eine Epidermis und besitzen auch keine inneren Athmungshöhlen. Sie verhalten sich also etwa so, wie Wasserblätter. Häufig geschieht es auch, dass dieselbe Art in Formen, die im Schatten und im Feuchten wachsen, keine Spaltöffnungen besitzt, während bei Formen von trockeneren und lichten Standorten Spaltöffnungen vorhanden sind. Hieraus ist auch zu

adventive Knospenauswüchse an den Blattrippen vorliegen. Potonié hat neulich darauf aufmerksam gemacht, dass die Aphlebien auf den lebenden Baumfarnen sowie bei den ausgestorbenen Formen schon im jüngsten Blattstadium, wo die jungen Blattspitzen noch eingerollt sind, auf den Hauptrippen vorhanden sind und dem zufolge die Funktion haben, die jungen Blattteile zu decken und zu schützen. Die interessante Erscheinung sollte noch eingehend am lebenden Materiale in den Tropenländern ermittelt werden. Diese Aphlebien sind jedenfalls mit den oben erwähnten aphlebienartigen Blattabschnitten an den ruhenden Knospen der Gleichenien nicht zu verwechseln.

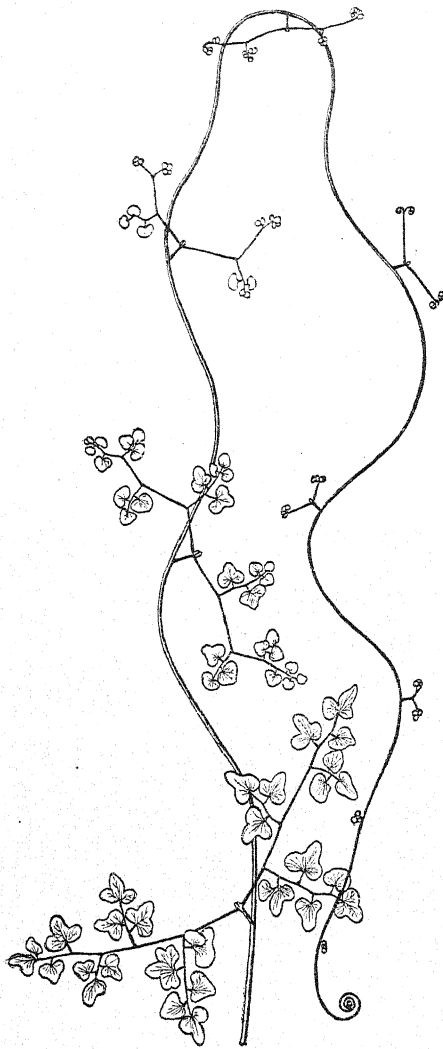


Fig. 122. *Lygodium scandens*, ein windendes Blatt mit unbegrenztem Spitzenwachstum. (Original.)

ersehen, wie leicht und rasch die anatomischen Eigenschaften der Organe unter dem Einflusse der Lebensbedingungen sich verändern.

Nur wenige Farne sind wahre Xerophyten und diese sind immer an der Unterseite des Blattes und an den jungen Pflanzenteilen von einem dichten Pelze von rostigen Spreuschuppen geschützt. Zur Trockenzeit rollen sich die Blätter so, dass die grüne Oberseite nach Innen und die mit Spreuschuppen bedeckte Unterseite nach Aussen kommt (*Ceterach*, *Cheilanthes*, *Notholaena*, *Woodsia* u. A.).

Ein sehr eigenartiger Farn ist *Jamesonia nivea*, welche in den Paramos in der Höhe von 3000 m wächst. Die bis 30 cm hohen Blätter haben einfache, von einem weissen Filze bedeckte und in eine walzenförmige Ähre eingewinkelte Abschnitte. In dieser Ähre bilden sich kleine Athmungskammern, welche so vor der abwechselnden unfreundlichen Witterung der Gegend geschützt sind. Die Farne *Niphobolus nummularifolius* und *Polypodium piloselloides* sind Epiphyten auf den der Sonne ausgesetzten ausgedörrtesten Baumstämmen. Sie haben winzige Blättchen (also eine kleine Verdunstungsfläche), welche zur Regenzeit viel Wasser einsaugen können.

Auch andere tropische Farne trocknen an den Baumrinden, auf welchen sie vegetieren, zur Trockenzeit aus und leben im Regen wieder auf.

Die Nervatur der Farne (Fig. 123) ist zwar von höchst mannigfaltiger Zusammensetzung, aber immer so eigentümlich, dass ein erfahrener Botaniker auch ein kleines Bruchstück eines sterilen Farnes nach der Nervatur als Farn zu bestimmen vermag. Im Allgemeinen ist diese Nervatur verzweigt und könnte in dieser Beziehung mit den Blättern der Dicotylen

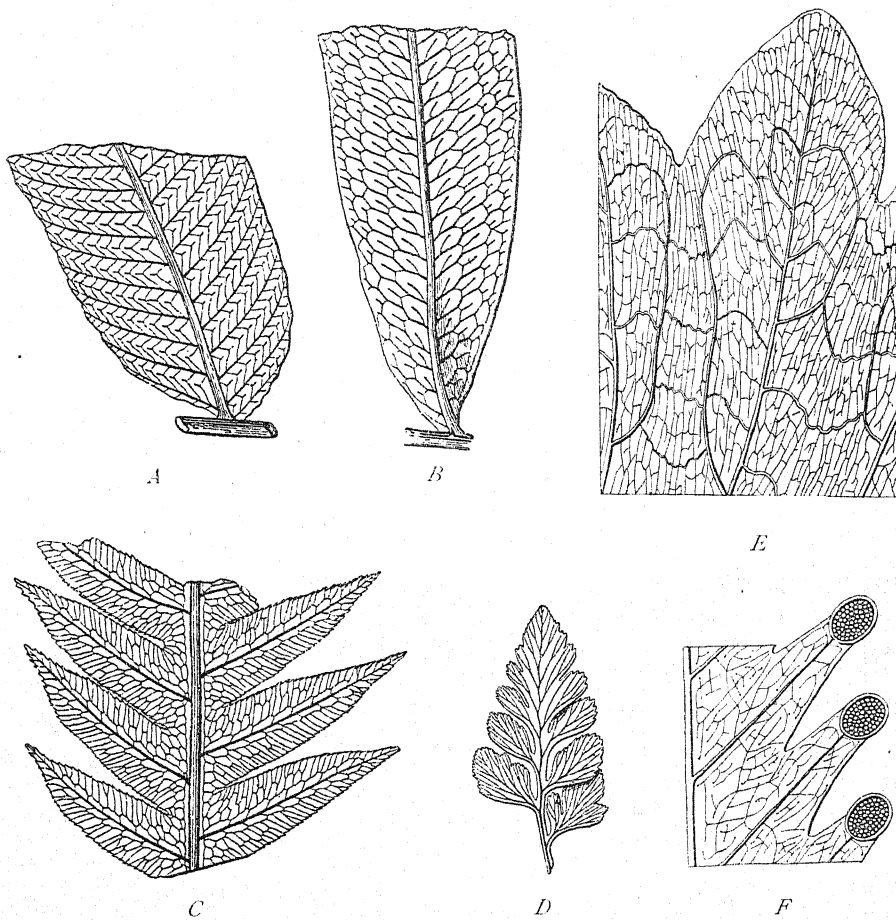


Fig. 123. Einige Typen der Blattaderung bei den Farnen. A) *Meniscium reticulatum*, B) *Polypodium neriifolium*, C) *Woodwardia radicans*, D) *Asplenium Adiantum nigrum* (nach Luerssen), E) *Phymatodes quercifolia*, F) *Lecanopteris carnososa* (nach Presl).

verglichen werden. Ihnen gegenüber kann man beiläufig folgende Unterschiede hervorheben. Die Hauptnerven verzweigen sich nicht stufenweise in immer schwächere, sondern es pflegen die Adern der zweiten und dritten Stufe durchweg gleich stark zu sein. Zwischen den Adern bleibt immer eine namhafte Fläche von Mesophyll übrig. Die Aderung ist verhältnismässig dünn und von dem Mesophyll scharf abgegrenzt, so dass sie entweder scharf hervortritt oder scharf durchleuchtet. Die Aderung ist häufig gabelig oder netzförmig, die letzten Verzweigungen der Adern enden frei im Mesophyll oder sind auch am Ende knötchenförmig verdickt (*Nephrolepis*, *Polypodium caespitosum*).

Zu dem letzten Punkte wäre zu bemerken, dass die Konfiguration der netzförmigen Nervatur bei den Farnen manchmal von so eigentümlichem

Charakter ist, dass wir bei den Dicotylen nirgends einen ähnlichen Fall finden, obzwar auch bei den Letzteren die Mannigfaltigkeit der Nervatur fast ins Unendliche geht. Als Beispiel siehe die Figur 123. Wem daran liegt, sich in dieser Beziehung näher zu belehren, dem empfehlen wir die Arbeiten von Presl, Ettingshausen und Mettenius.

Presl hat es versucht, nach charakteristischen Typen der Nervatur die Gruppen und Gattungen zusammenzustellen. Dieser Versuch führte aber nicht zum Ziele, weil häufig in einer und derselben Gattung (z. B. bei *Polypodium*) die mannigfaltigsten Nervaturstypen vorkommen. In Verbindung mit der Form der Sori kann allerdings die Nervatur sehr wichtig bei der Beurteilung fossiler Farnabdrücke sein. Ohne Sori kann sie aber sehr täuschen. Es ist das, kurz gesagt, ein anatomisches Merkmal, welches in der Systematik erst in zweiter Reihe von Bedeutung sein kann.

Eigentümlich ist die Bekleidung der Farne, welche in den allerhäufigsten Fällen aus Spreuschuppen (paleae) besteht. Es sind dies Trichombilde in Gestalt flacher Schüppchen, von brauner Farbe, häutig, aus einschichtigen und gleichförmigen, bald absterbenden Zellen zusammengesetzt. Häufig endet ihre Spitze in eine kugelige, Schleim ausscheidende Drüse (Fig. 124). Sie sind zumeist flach und erreichen die Länge bis von einigen Centimetern, manchmal wieder schmal bis haarförmig. Sie bedecken die Blattstiele und die Hauptrippe des Blattes, dann die noch eingerollten jungen Blätter, indem sie als Schutzmittel und zur Erhaltung und Zuleitung von Wasser dienen. Bei unseren Arten der Gattung *Aspidium* und *Athyrium*, dann bei der exotischen, baumartigen *Alsophila* kommen sie in besonders reicher Menge vor. Am Stamme der Gattung *Cibotium* sehen die Spreuschuppen wie lange, dichte Haare aus, welche namentlich das junge Stammende bedecken.

Sehr abweichender Natur sind die Spreuschuppen der Gattung *Platy-cerium*. Sie sind länglich-lanzettlich und mit einem aus braunen, langen und ungewöhnlich verdickten Zellen gebildeten Mittelnerv versehen. Sie bedecken dicht blos die jungen Blätter, während an den älteren sich nur ein dichter, sternförmiger Filz befindet. Auch *Asplenium Trichomanes* hat Spreuschuppen mit einem Mittelnerv.

Bei der Gattung *Gymnogramme* reduzieren sich die Spreuschuppen auf ein kleines, einzelliges Härchen, welches mit einer kugeligen, einen weissen oder gelblichen Staub (längliche Krystalle) ausscheidender Drüse endigt. Von diesem Staub ist die ganze Pflanze bedeckt (*Gymnogramme sulphurea*). Ähnliche kleine, einzellige und drüsige Härchen hat an den Blättern auch *Polypodium Robertianum*, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Drüsen ein klebriges Sekret ausscheiden (Fig. 124).

Die Gattung *Hymenophyllum* hat an den Blättern einiger Arten sternförmige, vielarmige, ziemlich grosse, langgestielte Haare. Die grünen, saftigen Rhizome der Art *Polypodium sinuosum* Wall. u. verw. haben Spreuschuppen in Gestalt rundlicher Schildchen (Fig. 124), welche mittelst eines

kurzen Stielchens an das Rhizom fest angedrückt sind, wodurch Letzteres wie dunkel gefleckt aussieht. Die zellige Zusammensetzung dieser Schildchen ist jener der Spreuschuppen bei *Aspidium Filix mas* ähnlich. Am Rande der flachen, breiten Blätter des *Trichomanes membranaceum* kommen auch grosse schildförmige Schüppchen vor. Auch anderwärts bei Farnen sind solche schildförmige Schüppchen nicht selten. In einigen Fällen verlängert sich der Vorderrand eines solchen Schüppchens in ein langes, abstehendes Haar.

Der Filz von *Polypodium Lingua* (Niphobolus) besteht aus ganz kurzgestielten, winzigen, mehrarmigen Sternhärchen (Fig. 124). Ähnlich verhält es sich mit dem Filze der Gattung *Platyserium*, nur mit dem Unterschiede,

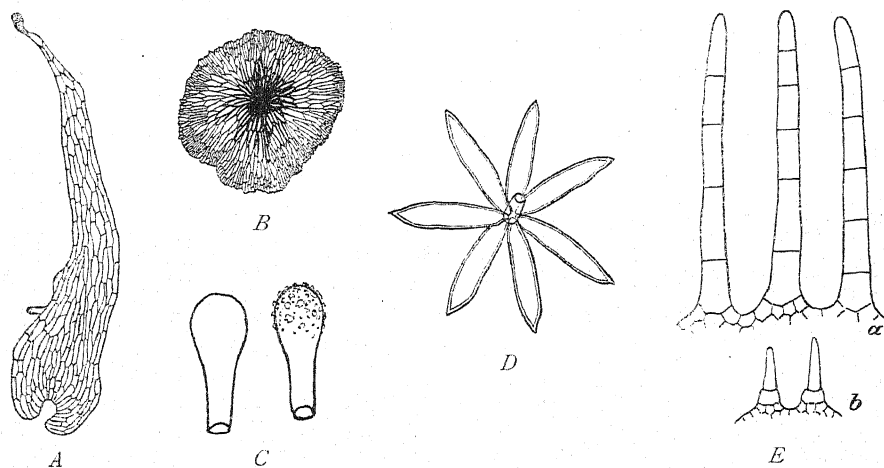


Fig. 124. A) *Cystopteris fragilis*, Spreuschuppe, vergr., (nach Sadebeck); B) schildförmige Spreuschuppe von *Polypodium sinuosum* (nach Diels); C) ein Drüsenhaar von *Polypodium Robertianum*; D) ein Sternhaar von *Polypodium Lingua*. E) Haarformen auf den Blättern: a) *Aspidium macrophyllum*, b) *Pellaea aspera* Bak. (Original.)

dass hier die Arme der Sternhaare länger und dünner sind. Die jungen Teile und Erneuerungsknospen der Blätter mancher *Gleichenien* sind häufig mit sehr grossen, flachen Spreuschuppen bekleidet (*G. vestita* u. a.). Diese Spreuschuppen sind am Rande lang gewimpert und gehen nicht selten (*G. arachnoidea*) in kleinliche Schüppchen über, welche uns endlich nur Büschel krauser, langer, nur am Grunde verbundener Haare (ehemaliger Blattwimpern) vorstellen. Durch die Haare erscheint dann das Blatt dicht filzig. Es hat den Anschein, als sollte man bei den Farnen echte Spreuschuppen und haarförmige Umwandlungen derselben von den ein- und mehrzelligen Haaren unterscheiden, welche in grosser Menge auf der Epidermis hervorwachsen und keine Übergänge zu den Spreuschuppen zeigen. Es kommen ja auch solche Fälle vor, wo solche Haare das ganze Blatt dicht bekleiden, obwohl nebstdem flache Spreuschuppen die Blattbasen und die junge Knospe decken (*Aspidium macrophyllum* W. Fig. 124). *Aspidium*

deltoideum Sw. (Portorico) besitzt ebenfalls an allen Blättern dichte, einzellige, kleine Haare, mit starken Zellwänden, nebstdem aber auch lange, einfache, 3—5zellige Haare auf der Rachis. Diese Haarformen gehen nirgends in flache, grosse Spreuschuppen, welche besonders die Blattstiele decken, über. Eine ähnliche Haarbildung zeigt *Pellaea aspera* Baker (Mexiko), welche nebst den Spreuschuppen auf der Oberfläche der Fiederblättchen harte, zweizellige, dornenartige Haare besitzt, welche zu zweien den erhabenen Höckern aufsitzen. Beide bereits erwähnten Haarbildungen entsprechen den echten Haaren der Phanerogamen.

Das wunderbarste Indument weist in dieser Beziehung das in Glashäusern verbreitete *Acrostichum crinitum* L. (Centralamerika) auf, welches mit langen, vom Blatte senkrecht abstehenden, schwarzbraunen, steifen Haaren besetzt ist. Diese grossen Haare sind drehrund, aus breiter Basis allmählich kegelig verschmälert und aus zahlreichen, gestreckten, dichten, dickwandigen, braunen Zellen zusammengesetzt. In der Linie, in welcher sie mit dem Blattgewebe zusammenhängen, beobachtet man schroff abgetrennte, kleine, sehr dünnwandige Zellen, und in dieser Linie brechen sich die Haare leicht ab. Unter den letzteren befinden sich am Blatte noch höchst kleine, mit blossen Auge kaum bemerkbare Härchen, welche die Blattoberfläche überall dicht bedecken. Diese winzigen Haare sind gänzlich anders gebaut und bilden nirgends Übergänge zu den grossen Haaren (den echten Spreuhaaren). Sie sind aus 3—5 sehr dünnwandigen, wasserhellen Zellen gegliedert und enden mit einer ellipsoidischen, grösseren, drüsenartigen Zelle. Was für Funktion diese Härchen haben, ist wohl nicht bekannt.

Ätherische Öle ausscheidende Drüsen wie bei den Phanerogamen gibt es unter den Farnen nicht, deshalb sind auch die Blätter derselben niemals aromatisch.

Dornen und Stacheln von Trichombeschaffenheit sind bei den Farnen fast ganz unbekannt. Nur bei einigen Arten der Gattung *Alsophila* befinden sich an den Seiten der Blattstiele scharfe Dornen von mässiger Grösse, welche häufig bis in die Spreite auf der Hauptrippe übergehen. Von einer sonderbaren Tracht ist in dieser Beziehung die Farnart *Lindsaya fumarioides* Sw. (West-Indien), deren Blätter sind gross, lang, bis viermal fiederspaltig, mit kleinlichen, einnervigen letzten Abschnitten (Fig. 125). Auf den Hauptrippen sitzen harte, bis 1 cm lange, häufig hackig gekrümmte Dornen von metablastematischer Beschaffenheit. Vermittelst dieser Dornen klimmen die Blätter an Bäumen und verschiedenen Gegenständen.

Hier können wir auch der eigentümlichen drüsigen (makroskopischen) Stellen Erwähnung tun, welche sich an der Basis der Hauptblattabschnitte der gemeinen *Pteris aquilina* vorfinden. Sie beinhalten zahlreiche Spaltöffnungen, aus denen sich angeblich zu gewissen Zeiten ein süsser Saft absondert, weshalb sie unvernünftigerweise »Nektarien« genannt wurden, obzwar sie mit den Nektarien im Sinne der Phanerogamen nichts Gemein-



Fig. 125. *Lindsaya fumarioides* Sw. Ein Blattstück mit harten Dornen. (Original.)

sames haben. Auch bei einigen Arten der Gattungen *Alsophila*, *Cyathea* und *Hemitelia* befinden sich an beiden Seiten des Blattstiels und an der Basis der Blättfiedern bis einige Millimeter grosse Stellen, deren Bedeutung (ähnlich wie bei *Pteris aquilina*) bisher nicht aufgeklärt ist. Sie dürften wohl eine ähnliche Funktion haben wie die Lenticellen.

Das letzte Moment, welches die Farnblätter gegenüber den Phanerogamen charakterisiert, ist die unbedeutende Metamorphose der Blätter an der Pflanze. Gewöhnlich unterscheidet sich von den später



Fig. 126. *Polypodium quercifolium*, ein emporkriechendes Rhizom, mit einem Nischenblatt (N). (Nach Goebel.)

entwickelten Blättern das erste Blatt oder der Kotyledon, obzwar diese Differenz nicht so bedeutend ist wie bei den Phanerogamen. Nach dem Kotyledon folgen bereits Blätter, die im Ganzen gleich gestaltet sind, nur die ersten sind mehr oder weniger geteilt und kleiner. Die Veränderungen in Hochblättern, Bracteen, Schuppen und Ranken u. s. w. kommen bei den Farnen nicht vor. Der Stamm oder Stengel trägt lebenslang fortwährend dieselben Blätter. Eine kleine Ausnahme in dieser Beziehung bildet die gemeine *Osmunda regalis*, deren mit jungen Blättern versehener Stammscheitel zur Winterszeit (wie die Winterknospen der Bäume) von breiten, spreitelosen Schuppen umhüllt ist. So wechselt immer ein Cyklus grüner mit einem Cyklus schuppiger Blätter ab. Auch die unterirdischen Rhizome von *Struthiopteris germanica* tragen Schuppen, welche denen mancher Phanerogamenrhizome ähnlich sind.

Die sogenannte Heterophyllie der Farne schlägt allerdings nicht hierher ein. Viele Farne entwickeln nämlich eine zweifache Blätterform, häufig pflegt diese Heterophyllie mit der Fruktifikation verbunden zu sein.

Am bemerkenswertesten sind in dieser Beziehung die sogenannten Nischen- oder Mantelblätter einiger exotischen *Polypodien* und *Platyserien*. *Polypodium quercifolium* L. z. B. klimmt an den Baumstämmen hin und hat zweierlei Blätter: die einen sind fast rund, ringsum blos zählig, fest an den Stamm angedrückt, und die anderen gestielt, länglich, fiederteilig, vom Stamme absteehend, also den vorher beschriebenen ganz unähnlich (Fig. 126). Goebel hat zuerst die biologische Bedeutung der angedrückten Mantelblätter richtig aufgeklärt. Hinter diesen Blättern sammelt sich nämlich am Stamme eine Menge von Humus, welcher durch das Mantelblatt von aussen bedeckt fortwährend eine genügende Feuchtigkeit erhält, die dann durch die Wurzeln in die ganze Pflanze geleitet wird.

Eine ähnliche Bedeutung haben auch die Mantelblätter der *Platyserien*, grosser und sonderbar gestalteter, ebenfalls in den tropischen Urwäldern

an Stämmen epiphytisch lebender Farne. Dieselben bilden eine Art rundlicher, an den Stamm angedrückter und eine zweite, vom Stamme absteher, flacher, geweihförmig geteilter Blätter, von denen einige später auch fruktifizieren. Auf diese Weise bekommen diese Farne ungewöhnliche Tracht. Bei einigen Arten kann man Übergänge zwischen den Nischenblättern und den abstehenden Fruchtblättern verfolgen. Das grösste Extrem in dieser Beziehung stellt das abgebildete *P. alaicorne* (Taf. I.) dar, dessen junge Keimpflanze hatte ich die Gelegenheit näher zu beobachten (Fig. 127). Die ersten Blättchen, welche aus dem Prothallium hervortreten, sind klein, ganzrandig, an der Basis keilförmig verschmälert und ganz nervenlos. Erst das vierte oder fünfte Blatt legt sich flach an das Substrat und erhält die runde Form eines genervten Nischenblattes. Später entwickeln sich

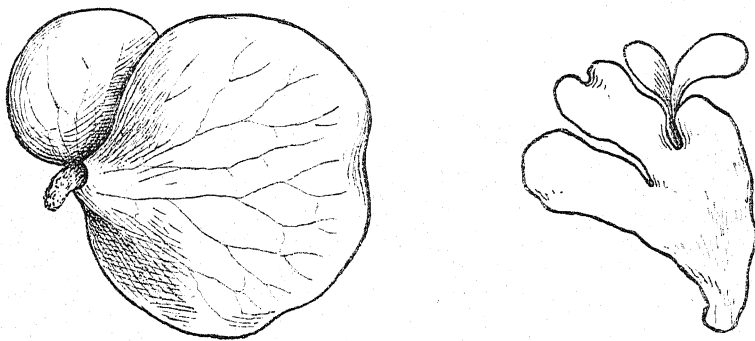


Fig. 127. *Platycerium alaicorne*. Junge Keimpflanze mit zwei ersten einfachen Blättchen, links älteres Stadium, in welchem sich schon die runden Nischenblätter bilden. (Original.)

auch die abstehenden geweihartigen Blätter. Auf diese Weise besitzt das *P. alaicorne* dreierlei Blätter an einem Individuum.

Von gleicher Bedeutung sind auch die vielfach in kleine Blättchen geteilten, an den Stamm angedrückten Blätter des molukkschen Farnes *Teratophyllum aculeatum* Mett. (Fig. 128), von dem Karsten interessante Nachrichten gibt. Die winzigen Fiederblättchen desselben dienen zum Einsaugen des Wassers am Stamme, während die anderen gestielten, grossen, abstehenden, einfach gefiederten Blätter der Assimilation und wahrscheinlich auch der Fruktifikation dienstbar sind.

Übrigens begegnen wir bei den Farnen sehr häufig Blättern von zweierlei Form, deren Differenzierung entweder durch den Einfluss der Lebensweise oder zum Behufe der Sporangienbildung entstanden ist. So sind bei der wasserbewohnenden Art *Ceratopteris thalictroides* die unteren Blätter wenig geteilt, breit- und flachgefiedert, an der Oberfläche des Wassers schwimmend, während die oberen aufrecht, aus dem Wasser emporragend, mehrfach geteilt und mit linealen Fiederabschnitten versehen

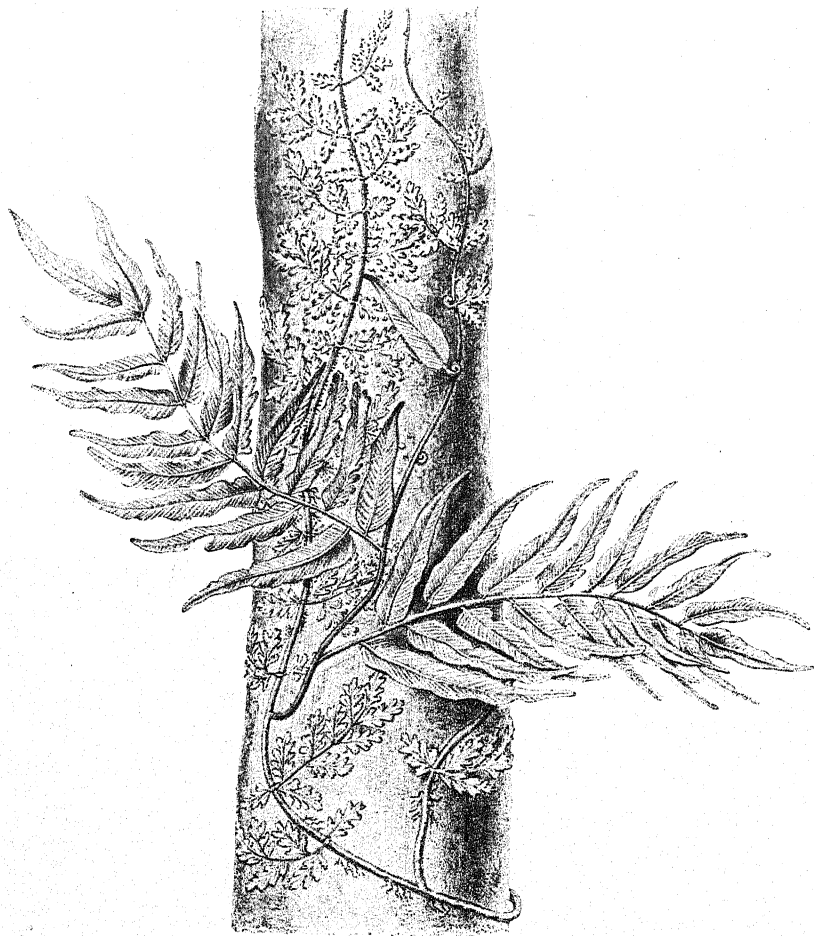


Fig. 128. *Teratophyllum aculeatum*, mit dimorphen Blättern. (Nach Karsten.)

sind. Einige von diesen emersen Blättern gelangen ebenfalls zur Fruktifikation.

Die australische Art *Nipholobus serpens* J. Sm. hat die sterilen Blätter klein, kurz gestielt, fast rund, dagegen die fruktifizierenden langgestielt, schmal-länglich und bedeutend grösser. *Rhipidopteris peltata* Schott. (Fig. 129) hat die sterilen Blätter klein, die fertilen flach, ganzrandig, fast rund. Bei *Davallia pinnatifida* Sw. sind die sterilen Blätter breit eiförmig-länglich, die fertilen fiederteilig (etwa wie bei *Polyp. vulgare*). *Onoclea sensibilis* L. besitzt ebenfalls sehr abweichende sterile und fertile Blätter. Unser einheimisches *Blechnum Spicant* hat die sterilen niederliegenden Blätter mit flachen Abschnitten, die fertilen dagegen aufrecht mit linealen Abschnitten. Bei *Struthiopteris germanica* sind die fertilen Blätter infolge der Einrollung

der sporentragenden Abschnitte eher einer aufrechten Ähre ähnlich, wodurch sich diese Blätter von den grünen, flachen, sterilen sehr auffallend unterscheiden. Etwas Ähnliches sehen wir bei *Trichomanes spicatum* Hdw.

Sehr häufig kommt es vor, dass auch der fruktifizierende Teil des Blattes anders geformt ist, als der übrige sterile Teil desselben Blattes. So ist der obere fertile Teil von *Osmunda regalis* anders gebildet als der untere mit grünen und flachen Abschnitten versehene. *Aneimia* (Fig. 130) hat den mittleren Abschnitt gefiedert, mit flachen und breiten Blättchen, die beiden seitlichen Blattabschnitte jedoch in einen rispenförmigen Fruchtstand verwandelt. Die bekannten Gattungen *Ophioglossum* und *Botrychium* haben das Blatt in zwei Hälften geteilt, von denen die eine fertil und die andere grün und steril ist. Dabei ist noch der Umstand interessant, dass beide Hälften gegenständig sind; bei *Ophioglossum vulgatum* (Fig. 131) umfasst gar die flache Hälfte die fertile (ährenförmige). Diese zweiseitige Teilung der Blätter (manchmal ist bei *Botrychium* in abnormaler Weise die fertile Hälfte in eine sterile, der anderen Hälfte ähnliche umgewandelt — wo dann die Oberseite dieser Hälfte zur Oberseite der anderen gewendet ist), zu welcher wir nirgends wo ein Analogon anführen könnten, lässt sich nur auf die Weise erklären, dass tatsächlich das Blatt am Rhizom als terminales Organ sich entwickelt (also ein Beispiel von einem Terminalblatt), wo es eigentlich gar keinen Stammscheitel gibt, weil das Rhizom als Achse hier bloß aus den Basen der einzelnen Blätter zusammengesetzt ist. Das Blatt ist hier eigentlich dichotom geteilt, welche Dichotomie sich neuerdings in der genauen dichotomen Teilung des Rhizoms manifestiert, was freilich leicht begreiflich wäre, wenn wir von unserer Deutung der gegliederten Rhizome ausgehen.

Die Blätter der Farne entwickeln nur sehr selten Nebenblätter (stipulae). Am mächtigsten sind dieselben bei den Gattungen der Familie der *Marattiaceen* entwickelt, wo sie (z. B. bei *Danaea*, *Marattia* und *Angiopteris* Fig. 1., Taf. I.) die Gestalt grosser, fleischiger Ohren an der Basis der Blattstiele erhalten. In der Jugend umhüllen sie äusserlich das ganze junge Blatt. Sie sind nämlich am Blattstiele seitlich angewachsen, aber seine

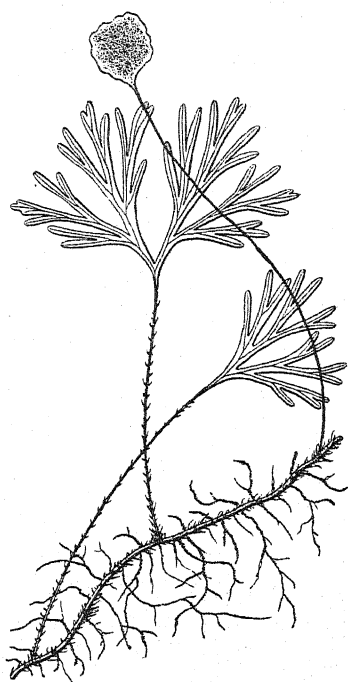


Fig. 129. *Rhipidopteris peltata*, mit einem Sporophylle und zwei sterilen Blättern. (Nach Diels.)

vorderen Ränder decken zur Reifezeit die Basis des Blattstieles. Auch später noch decken diese Nebenblätter ganz dicht den jungen Stammscheitel. Im Alter, wo das Blatt schon samt dem Stiele abgefallen ist, bleiben noch beide Nebenblätter als zwei grosse, dicke Klappen an dem rundlichen Stamme sitzen. Die Nebenblätter der Art *Marattia Ascensionis*



Fig. 130. *Aneimia Phyllitidis*, ein Blatt mit zwei fertilen Fiedern. (Nach Diels.)

J. Sm. kann angeblich auch zu kleineren Blattabschnitten aufwachsen, an denen sich sogar Sporangien bilden. Die fleischigen Nebenblätter der kultivierten Arten von *Marattia* und *Angiopteris* lassen sich sehr gut vegetativ vermehren, denn abgeschnitten und eingesetzt treiben dieselben rasch Adventivknospen. Nach Raciborski dienen diese Nebenblätter auch in der Natur zur vegetativen Vermehrung.

Die Basis der Blattstiele von *Osmunda regalis* (Taf. II.) sind stark scheidenförmig erweitert und namentlich in der Jugend in membranartige, rundliche Nebenblätter umgewandelt, welche ebenfalls den jungen Achsenscheitel decken und schützen. Hier sind also die Nebenblätter blosse Erweiterungen des Blattstiels. Auch bei der Gattung *Todea* ist die Blattstielbasis scheidentörmig erweitert.

Eine eigene Erscheinung sind die gelenkartig aufgeschwollenen Blattstiele mancher Arten von *Angiopteris* und *Marattia*. Diese Gelenke findet man nicht nur am Hauptblattstiel, sondern auch an der Hauptrachis und an der Basis der Blattabschnitte. Über deren Bedeutung ist bisher nichts bekannt. In der Mitte gegliederte Blattstiele hat auch der interessante exotische Farn *Oleandra neriiformis* Cav.

Die Reduktion der Farnblätter ist ebenfalls eine Seltenheit, wenn davon überhaupt die Rede sein kann. Hier würden einzig die Blätter mehrerer Arten der Gattungen *Trichomanes* und *Hymenophyllum* gerechnet werden können, welche schon zufolge ihrer Unbedeutenheit, Zartheit, namentlich aber wegen ihrer anatomischen Einfachheit den übrigen Farnen gegenüber eine Ausnahmstellung einnehmen. Die Mehrzahl derselben hat die Blattspreite blos einschichtig, ohne Spaltöffnungen. Die, die Blattspreite durchlaufenden Nerven enthalten blos dickwandige, sklerenchymatische Zellen und kein Leitgewebe, sind also nicht einmal Gefäßbündel und dienen blos als mechanisches Blattgerippe.

Die Blätter der Farne sind seltener einfach, ungeteilt (*Scolopendrium*, *Blechnum Pattersonii* und viele andere); gewöhnlich aber sind sie geteilt und zwar in höherem Grade. Eine sonderbare Erscheinung in dieser Beziehung ist die *Pellaea atropurpurea* Lnk. (Carolina), welche alle Übergänge von einfachen, herzförmig runden Blättern bis zu gefiederten mit einfachen, gelappten oder dreiteiligen Abschnitten aufweist. Noch mehr sonderbare Blätter hat *Aspidium deltoideum* Sw. (Portorico), deren untere Hälfte nur einfache, dreieckig eiförmige, wenig über 1 cm lange Abschnitte trägt, während in der oberen Hälfte bis 15 cm lange, gefiederte Abschnitte erscheinen (an *A. Filix* mas erinnernd). Die Blatt-

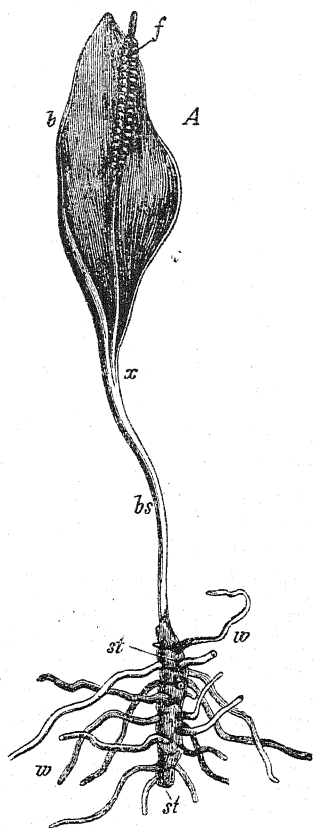


Fig. 131. *Ophioglossum vulgatum*, Fruchtpflanze, b) sterile, f) fertile Blatthälfte, st) Stamm, w) Wurzeln.

teilung hat einen monopodialen Charakter, die Blattabschnitte entwickeln sich nämlich in akropetaler Ordnung an der Blattspitze (*Polypodium vulgare*, *Aspidium Filix mas*, *Osmunda* u. a.). Der zweite Typus der Blattteilung stellt uns eine gabelige Teilung dar, wie wir dieselbe an den Blättern der *Gleicheniaceen*, an *Matonia sarmentosa* und *Lygodium* vorfinden. Besonders an den Erstgenannten ist diese Teilung höchst charakteristisch.

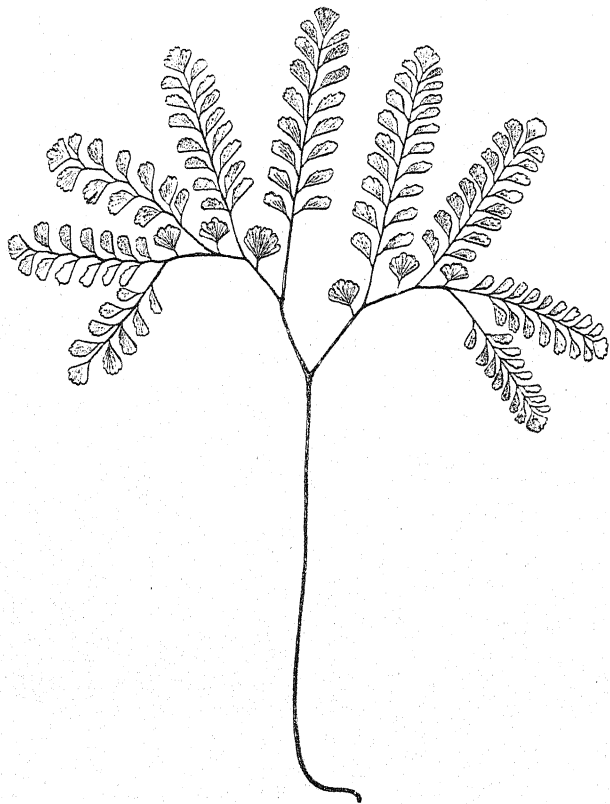


Fig. 132. *Adiantum pedatum*, fussförmig gefiedertes Blatt. (Nach Diels.)

Hier teilt sich das Blatt zuerst in zwei Arme, diese abermals in zwei und so weiter. Jeder Gabelast hat seitwärts einfache, flache Abschnitte (Fig. 120a). Zwischen den Gabeln befindet sich die schon früher beschriebene »Knospe«, welche im nächsten Jahre neuerdings zu einem Gabelast aufzuwachsen vermag, so dass dann aus einem Punkte drei Arme auslaufen. Es ist beachtenswert, dass unter allen Gleichenien die einzige xerophytische Art *G. Platyzoma* F. M. (Australien) einfache, lang-lineale Blätter mit rundlichen Abschnitten besitzt, welche aus einem wagrechten, dicht spreuhaarigen Rhizome hervortreten. Auch *Lygodium* macht ähnliche Gabeläste

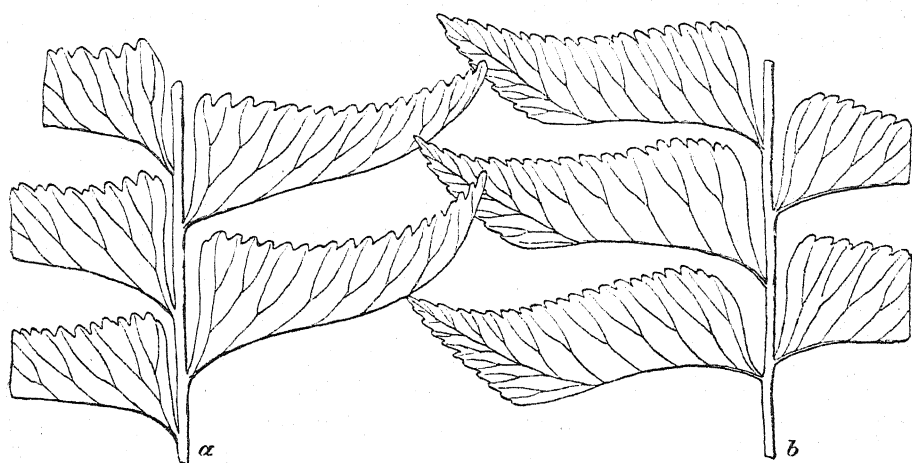


Fig. 133. Ungleichseitig entwickelte Blattfiedern: a) *Davallia Boryana* Presl, b) *Asplenium resectum* J. Sm. (Original.)

mit einer Mittelknospe, nur erfolgt dies lediglich in der ersten Hauptteilung, denn beide Gabeläste teilen sich sodann akropetal. Die genannte *Matonia* hat das ganze Blatt in mehreren Graden gabelästig geteilt und ausserdem noch zwischengabelige »Knospen«.

Hie und da kommt auch noch eine fussförmige Teilung des Blattes vor (*folia pedata*) nach dem Muster von *Adiantum pedatum* (Fig. 132). Vollkommen ist diese Teilung auch noch bei den Arten *Cheiropteris palmatopedata* und *Matonia pectinata* entwickelt.

Der Typus der gefingerten Teilung ist selten vertreten. Beispiele hievon haben wir an *Kaulfussia aesculifolia* und *Laccopteris elegans* Presl (fossil), wo aus einem Punkte mehrere gleichstarke und gleichgestaltete Blattfiedern auf einem gemeinschaftlichen Blattstiele auslaufen. Die Blätter der erstgenannten Art ähneln den Blättern der gemeinen Rosskastanie. Den Übergang zu diesem Teilungstypus bildeten allerdings die dreiteiligen Blätter. *Adiantopsis radiata* hat blos anscheinend gefiederte Blätter, denn an der Blattstielbasis selbst sieht man, dass die einzelnen Abschnitte fussförmig einer aus dem anderen hervorkommen.

Eigentümlich und vom biologischen Standpunkte aus mir unerklärlich ist die Teilung der Seitenblättchen bei *Nephrolepis Duffii* (Fig. 134). Hier teilt sich das rundliche Blättchen bis zur Basis in zwei, fast gleich grosse, ebenfalls runde Blättchen, von denen das obere auf dem unteren aufliegt. Nur an der Spitze des Blattes reicht diese Teilung nicht bis zur Basis. Es wundert mich, dass Goebel diese Eigentümlichkeit unbeachtet gelassen hat.

Unter den anderen in der Familie der *Hymenophyllaceen* vorkommenden Eigenartigkeiten wäre auch noch die sonderbare Teilung der Blätter bei der Art *Hymenophyllum pectinatum* hervorzuheben, welche

derart vor sich geht, dass die seitlichen Abschnitte abermals fiederteilig sind, jedoch nur an der Vorderseite, während die Unterseite (in der Richtung gegen den Blattstiel zu) ganzrandig bleibt. Diese ungewöhnliche Form der Fiederblättchen kehrt an Farnblättern der verschiedensten Verwandschaft recht häufig wieder. Die Fiederblättchen sind nämlich in der Weise ungleichseitig, dass die Mittelrippe nur den vorderen Fiederblättchenteil durchläuft, während er im unteren Teile desselben den Rand bildet (*Asplenium resectum* J. Sm. — Kamerun), oder läuft er am ganzen unteren Rande



Fig. 134. *Nephrolepis Duffii*, ein Blatt mit geteilten Blattfiedern. (Original.)

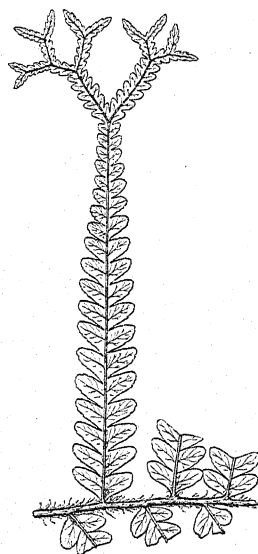


Fig. 135. *Aspidium Filix mas*, eine Blattfieder mit dichotomisch geteilter Spitze. (Original.)

hindurch, so dass die Blattspreite nur an der oberen Seite derselben entwickelt ist (*Davallia Boryana* Presl — St. Thomas. — Fig. 133).

Hier ist auch der Ort, von einer bekannten, an den Blättern in Gärten kultivierter Farne vorkommenden Erscheinung Erwähnung zu tun. Die Blätter und deren Abschnitte pflegen nämlich am Ende abnorm in zwei oder mehrere Gabeläste dichotomisch geteilt zu sein, wodurch das Blatt ein eigenes, krauses Ansehen erhält und demzufolge Pflanzen mit solchen Blättern in der Systematik als besondere Varietäten angeführt werden. Diese Teilung ist eine wahre Dichotomie (Fig. 135) und kommt an manchen Farnen sofort zum Vorschein, sobald wir dieselben aus der freien Natur in den Garten verpflanzen. So ist es fast unmöglich, das gemeine *Scolopendrium* ohne diese krause Verzweigung am Ende der Blätter im Garten aufzuziehen. Bei *Nephrolepis tuberosa* var. *dichotoma* Warb. sind sogar sämtliche seitliche Blattabschnitte regelmässig mehrmals dichotomisch

geteilt, wodurch die Pflanze eine fremdartige Tracht erhält. Die dichotomen Abschnitte sind übrigens vollkommen gesund, ja sie tragen selbst Sori. Diese Erscheinung kommt bei keiner Phanerogame vor, denn die abnorm geteilten Blätter und Kotyledonen bei den Dicotylen haben eine andere Bedeutung.*) In dieser Erscheinung bei den Farnen muss ein abnorm (durch die Veränderung der Lebensbedingungen) hervorgerufener Atavismus angesehen werden, denn, wie wir noch hören werden, erfolgt die gesamte

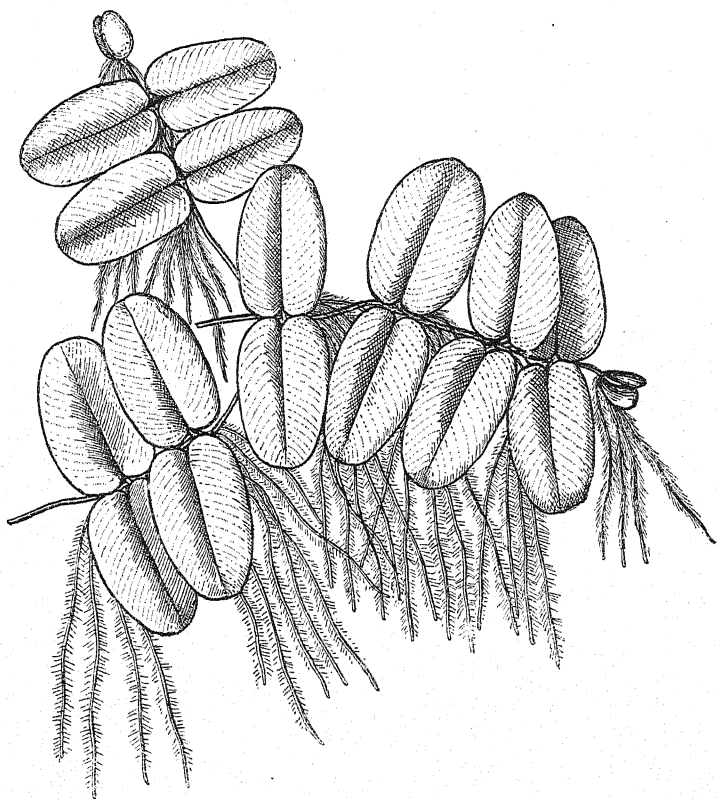


Fig. 136. *Salvinia natans*, Habitusbild in natürl. Grösse. (Original.)

Achsenteilung bei den Gefässkryptogamen nach dem dichotomen Typus. Weil nun aber die Blätter nur Bestandteile der Achsen sind, so ist es nicht überraschend, dass diese Eigenschaft auch an den Blättern zum Vorschein gelangen kann.

In der Literatur wird auch die merkwürdige Erscheinung angeführt, dass die den gabelförmig geteilten Blattabschnitten entnommenen Sporen sämtlich abermals Pflanzen mit geteilten Abschnitten produzieren, während

*) Von diesem Thema wird im ersten Kapitel des zweiten Teiles gehandelt werden.

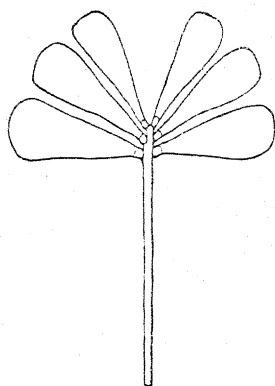


Fig. 137. *Marsilia quadrifolia*. Ein abnormes Blatt, mit 6 Fiederblättchen. (Original.)

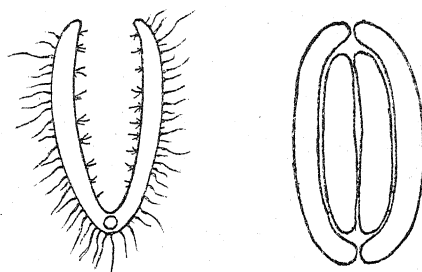


Fig. 138. Die Zusammenlegung des jugendlichen Blattes von *Marsilia* (rechts) und *Salvinia* (links). (Original.)

Sporen, welche ungeteilten Partien desselben Blattes oder derselben Pflanze entnommen wurden, Pflanzen mit normalen Blättern (mit ungeteilten Abschnitten) hervorbringen.

Aber nicht allein die Blattabschnitte, sondern auch ganze Blätter werden in der Natur bei allen möglichen Farngattungen abnorm dichotomisch geteilt gefunden.

Die Blätter der vier Gattungen der Hydropteriden: *Salvinia*, *Azolla*, *Marsilia* und *Pilularia* sind im Vergleiche mit den anderen Farnen ganz anders gestaltet. Die erstgenannten zwei Gattungen haben überhaupt in dieser Beziehung mit den Farnen nichts gemein und — wie wir noch später sehen werden — stellen uns *Salvinia* und *Azolla* Typen vor, welche untereinander und mit den Farnen überhaupt wenig Verwandtes haben. Den Farnen ähnlicher sind in vielen Punkten bereits die Blätter der Gattungen *Marsilia* und *Pilularia*, welche auch untereinander in jeder Beziehung nahe verwandt sind.

Die Blätter der Gattung *Salvinia* (Fig. 136) sind an verzweigten Stengeln in dreizähligen Quirlen gestellt, die zwei der Wasseroberfläche näheren sind kurz gestielt mit einer flachen, grünen, abgerundeten Spreite. Der dritte, in das Wasser eingetauchte, ist in ein Bündel langer Fasern verwandelt und dicht mit Wurzelhärchen bekleidet. Hier hat also das Blatt die Gestalt und Funktion der Wurzel angenommen. Gleichgestaltete Wurzelhaare wie an den Wurzelblättern befinden sich übrigens auch an der Unterseite der flachen, grünen Blätter. Wahre Wurzeln entwickeln sich an der Pflanze überhaupt nicht. An der Oberfläche der flachen Blätter sind Bündel einfacher Härchen. Im Blatte befinden sich grosse, als Schwimmapparat dienende Luftkammern; an der Oberseite des Blattes zeigen diese Kammern polygonale Umrisse. In der Jugend ist das Blatt flach und im Mittelnerv der Hälfte nach zusammengelegt (Fig. 138) — es unterscheidet sich also in diesem Merkmale von den Farnen.

Die Blätter der Gattung *Azolla* sind an fadenförmigen, auf dem Wasser schwimmenden Stengeln in zwei Reihen abwechselnd zusammengestellt und insgesamt in zwei Lappen geteilt, von denen die oberen grün, dick und assimilierend, die unteren blass und zart scariös sind. Diese unteren Lappen erinnern sehr an die Stipularanhängsel mancher Selaginellen. Die oberen decken sich an der Oberfläche der schwimmenden Pflanze dachig. Die grünen oberen Lappen enthalten abermals Luftkammern, welche dem leichteren Schwimmen auf der Oberfläche des Wassers dienlich sind. Es nistet in denselben auch häufig *Anabaena*. In der Jugend sind die Blätter gerade.

Die Blätter der Gattung *Marsilia* (Fig. 102, 171) sind lang und dünn gestielt, am Ende in 4 keilige grüne Blättchen geteilt, welche gelenkartig dem Blattstiele aufsitzen. Diese Blättchen bilden zwei Paare, ein äusseres und ein zweites aus dem ersten einigermaßen an einem kurzen Gelenke emporgehobenes inneres Paar. In der Jugend sind sie alle gerade aneinander gelegt (ein Schema in Fig. 138). Eine eigentümliche, von mir gefundene Abnormität zeigt Fig. 137. Hier ist noch ein weiteres Paar ober dem zweiten angesetzt, im Ganzen also 6 Blättchen. Es scheint daraus hervorzugehen, dass die ursprüngliche Form der Marsilienblätter mehrjochig paarig-gefiedert war. Diese paarige Fiederung ist nicht identisch mit derjenigen der Phanerogamenblätter, wo die paarige Fiederung durch die Verkümmern des Endblättchens entstanden ist. Hier stellt jeder Ansatz mit 2 Blättchen eigentlich eine dichotomische Gabel dar, so dass hier wieder die dichotomische Blattteilung stattfindet, welche bei den Farnen so häufig verbreitet ist. A. Braun hat auch beobachtet, dass die Sporokarprien von *Marsilia Drummondii* sich nicht selten gabelig teilen — und die Sporokarprien sind doch nur ein umgebildeter Blattteil. Die Nerven der Blattspreite sind ganz dünn und strahlenförmig verlaufend. An den Blättchen zeigt sich Nachtschlaf, indem sich dieselben wie in der Jugend zusammenlegen. Die Spreite decken dichte, lange und einfache Haare.

Wenn das Wasser steigt und die Pflanze überschwemmt, so beginnen sich die Blattstiele der *Marsilia* stark zu verlängern (*M. quadrifolia* bis 30 cm) und unter das Wasser zu sinken, so dass nur die Spreite auf der Wasseroberfläche schwimmt, wobei alle 4 Blättchen gleich gross (immer etwas grösser als bei den Luftblättern) und regelmässig kreuzförmig auseinander gestellt sind. Es fruktifizieren aber stets nur die aus dem Wasser emporragenden Blätter.

In der Jugend sind die Blattspitzen ähnlich den Farnen spiralig eingerollt.

Bemerkenswert ist, dass in den mesozoischen Schichten die Gattung *Sagenopteris* verbreitet war, deren Blätter im Ganzen mit *Marsilia* übereinstimmen, nur mit dem Unterschiede, dass sie mehrmals grösser sind. Die Blättchen der genannten fossilen Art waren ebenfalls gelenkartig und fielen vom Blatte einzeln ab.

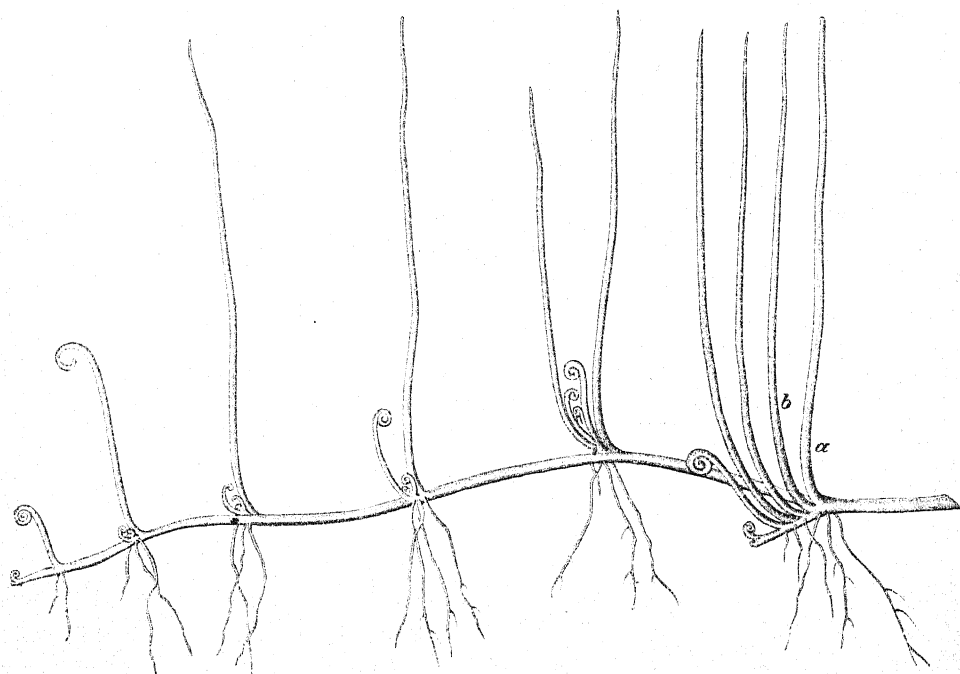


Fig. 139. *Pilularia globulifera*. Rhizomstück mit Seitenzweigen; a, b) ein Angularblatt bis zur Basis geteilt. (Nach Velen.)

Die Blätter der Gattung *Pilularia* sind denen der vorangeführten Gattung *Marsilia* ähnlich, tragen aber am Blattende keine Spreite, sind demnach lang fadenförmig, in der Jugend spiralig eingerollt. Ich habe Fälle beobachtet (Fig. 139), wo das Blatt bis zur Basis in zwei Teile geteilt war, was abermals die Bemerkung bezüglich der dichotomischen Teilung der Blätter bei der Gattung *Marsilia* bestätigt.

Die Blätter vom Typus der *Equisetineen* sind überaus einfach. Die recente Gattung *Equisetum* hat die Blätter quirlig gestellt in der Anzahl $n3$, weil sie durch die Teilung des ursprünglichen, dreizähligen Quirls entstanden sind. Sie sind gewöhnlich häutig, bloß mit einem Nerv versehen und hoch in eine Scheide verwachsen, so dass sie an der Letzteren nur als scharfe Zähne erscheinen. Bei *Equisetum arvense* pflegt die Scheide am Ende in eine unbestimmte Menge von Zähnen geteilt zu sein. Diese Zähne enthalten aber zwei oder mehrere Rippen, so dass es klar ist, dass sie so vielen zusammengewachsenen Blättern entsprechen, als Rippen vorhanden sind. Gewöhnlich aber zerreißen auch die eben genannten mehrrippigen Zähne später im Alter in so viele kleinere Zähne, als sie Rippen enthalten. Am besten sieht man dies bei *E. silvaticum*, wo die Scheide allenfalls nur in 4 Zähne geteilt ist, aber an ihrer Basis ein Quirl von 12 seitlichen Ästchen hervorwächst. Diese 4 Zähne entsprechen also 21

verwachsenen Blättern. Aus diesen Fällen ist auch ersichtlich, dass bei einigen Arten die Blätter im Quirl bis zur Spitze zusammenwachsen, indem sie nicht einmal Zähne bilden, denn die Zerreißung in Zipfel bei *E. arvense* und *E. silvaticum* erfolgt erst später. Die Scheiden sind gewöhnlich nicht grün, denn die Assimilationsfunktion ist von den Achsen selbst übernommen worden. Nur an den grünen Sommerachsen (*E. arvense* u. a.) sind sie auch steif, grün, aber von mässiger Grösse.

Die jetzt lebende Gattung *Equisetum* hatte in älterer geologischer Zeit eine sehr verzweigte Verwandtschaft, deren einige Gattungen (*Calamariaceae*) die riesigen Dimensionen stattlicher Bäume mit Rinde und — zusammengesetztem Holz, wie bei den Koniferen — erreichten. Die Gattungen *Schizoneura* und *Phyllothea* (Trias, Jura) waren der Gattung *Equisetum* nahe, hatten aber lang-lineale Blätter, welche länger als die Stammglieder und an der Basis nur kurz zusammengewachsen waren. Die Gattung *Phyllothea* hatte ausserdem eine von Quirlen steriler Blätter unterbrochene Blütenähre.

Sehr interessant sind die *Calamariaceen*. Die Blätter derselben waren auch (nach n3) quirlständig, aber vom Anfang bis zum Zustande vollkommenster Entwicklung untereinander vollkommen freistehend, länglich-lineal, einrippig und mit einem Gelenk aufsitzend, später abfallend. Die Blütenähren bildeten nicht selten einen zusammengesetzten Blütenstand und in der Ähre selbst wechselte ein Quirl sporentragender Bracteen mit einem anderen steriler Bracteen. Nach Renault und Williamson waren viele Gattungen heterospor, indem sie im oberen Teile der Ähre Mikro- und im unteren Teile Makrosporangien trugen. Die Verzweigung erfolgte in ähnlicher Weise, wie bei der Gattung *Equisetum*.

Die *Calamariaceen* haben bloß im Palaeozoicum gelebt, in der späteren Zeit verschwinden sie spurlos. Nachdem dann im Mesozoicum verschiedene Gattungen der Familie der *Equisetaceen* (zugleich schon mit der Gattung *Equisetum*) erscheinen und weil im Tertiär und in neuerer Zeit auch von dieser Familie bloß die im Ganzen morphologisch wenig gegliederte und durchweg krautartige Gattung *Equisetum* übrig geblieben ist, so ist es klar, dass der Typus der Equisetineen zur Zeit des Palaeozoicums auf der höchsten Stufe seiner Entwicklung stand, von welcher Zeit an er dann allmählich dem Untergange entgegenging. Die Familie der *Equisetaceen* scheint ein reduzierter Typus der isosporen palaeozoischen Equisetineen zu sein.

Die Blätter der Lycopodineen (inclus. der Psilotaceen und Selaginellaceen) zeigen durchweg eine bedeutende Reduktion, denn sie sind im Verhältnisse zur Pflanze und zur Achse, an der sie sitzen, von sehr bescheidenen Dimensionen und sowohl anatomisch als auch morphologisch höchst einfach. Sie sind nicht einmal in einen deutlichen Blattstiel und eine Spreite differenziert, sondern sitzen zumeist an der Achse als

kleine Schüppchen und in der Regel in grosser Anzahl, so dass sie die ganze Achsenoberfläche dicht bedecken. Sie sind dreieckig bis rundlich, kahl, nur am Rande öfters gewimpert und durchweg nur mit einer einzigen Rippe, welche den mittleren Kiel bildet, versehen. Bei der Gattung *Psilotum* haben sie gar die Gestalt kleiner, häutiger und rippenloser Schüppchen. Nur bei wenigen exotischen Arten der Gattung *Lycopodium* erhalten die Blätter grössere Dimensionen, wodurch sie von anderen Arten auffallend abstechen. So hat bedeutend grosse Blätter *Lyc. Phlegmaria* L. und *Lyc. serratum* Thnb., bei dem letzteren sind sie flach, lanzettlich, am Rande gesägt und am Grunde fast stielartig verschmälert. Das *Lyc. nummularifolium* Blum. (Java) ist durch die ungefähr runden, lederartigen, grossen Blätter ungemein zierlich (Fig. 140). Die Blätter der Gattung *Lycopodium* halten gewöhnlich an der Achse lange aus und sterben eigentlich mit derselben ab. Bei einer grossen Anzahl von Arten der Gattung *Selaginella* sind die Blätter infolge ihres dorsiventralen Wachstums von zweierlei Art: die einen, grösseren, sind an der Unterseite zweireihig, mit ihren

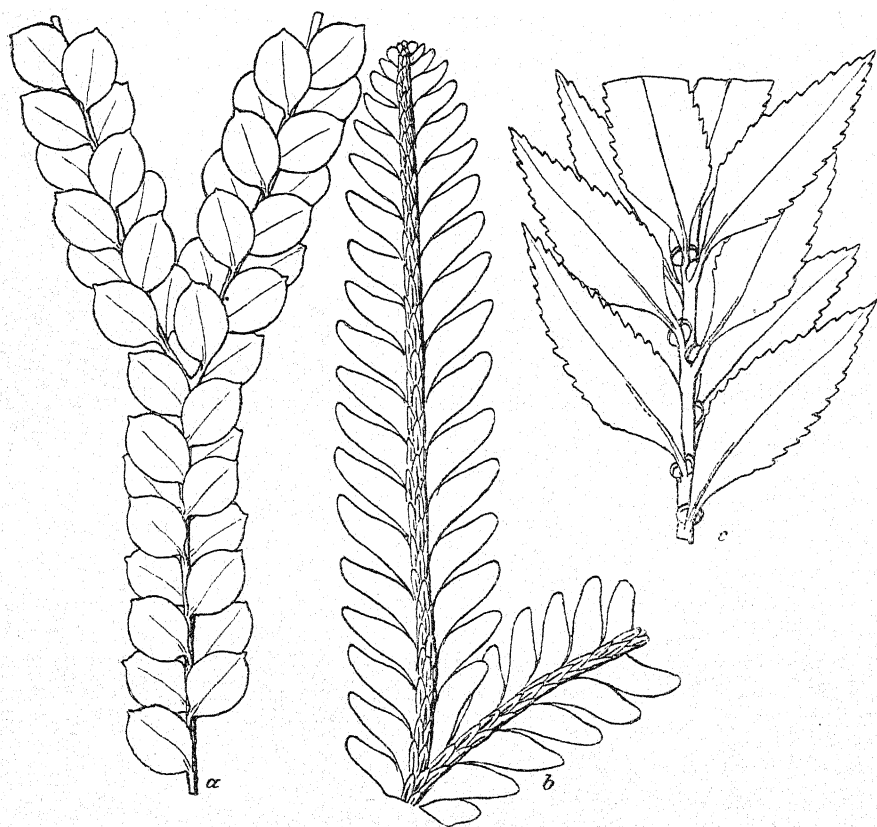


Fig. 140. Verschiedene Typen der Gat. *Lycopodium* in natürl. Gr.: a) *L. nummularifolium* Bl. (Java), b) *L. Jussiaei* Dsv. (Peru), c) *L. serratum* Thnb. (O. Ind.) (Orig.)

grünen Spreiten aber einen breiten Rand des beblätterten Ästchens bildend, während die anderen bedeutend kleineren (siehe Fig. 141) zwei Reihen an der Oberseite der Achsen bilden.

Es geschieht manchmal, dass die oberen Blätter eine andere Form haben, als die Seitenblätter, so z. B. sind bei *S. Martensii* die oberen eiförmig, lang begrannt, die seitlichen aber länglich, stumpf. Oft aber

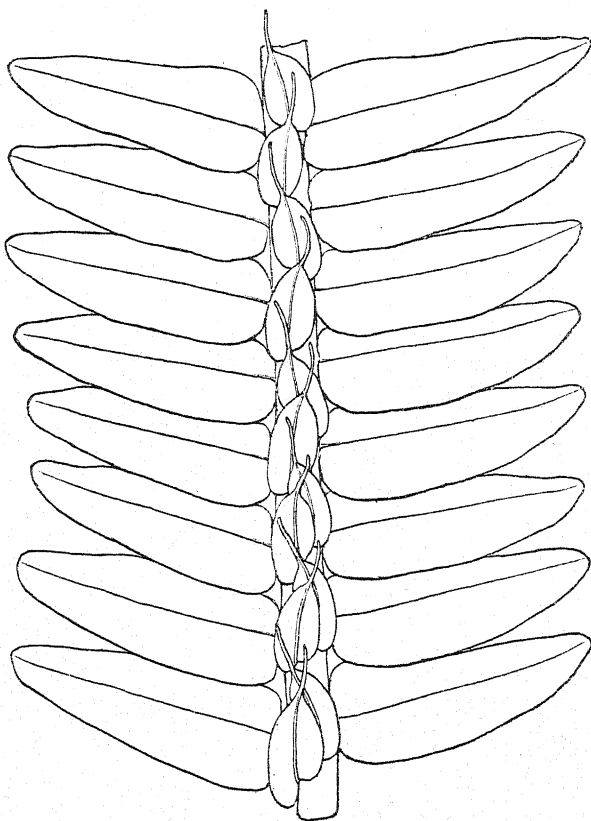


Fig. 141. *Selaginella Martensii*. Dorsiventrales Ästchen mit 4 Blattreihen. (Original.)

kommt es auch vor, dass die Blätter auch dort, wo sie bei *Selaginella* in 4 ungleichen Reihen an den Zweigen sitzen, an dem unteren Stengelteile alle gleich und spiralig angeordnet sind. An den dorsiventral abgeplatteten (vierreihig beblätterten) Zweigen zeigen alle Blätter an der nach oben gekehrten Seite die Lichtseite, auf der nach unten gekehrten die Schatten-seite. Die Folge davon ist, dass zwei Reihen der oberen Blätter die Licht-seite am Rücken haben.

In dieser Beziehung hat am meisten differenzierte Blätter die *Sel. pectinata* Spring. von Madagaskar. Ihre Blätter in zwei unteren Reihen sind

gross, flach, kammartig an beiden Seiten abstehend, während die Blätter der oberen zwei Reihen sehr winzig, schmal lineal, der Hauptrippe angedrückt und an derselben kaum bemerkbar sind.

Bei der Gattung *Lycopodium* ist der dorsiventrale Geotropismus in der Gestaltung der Blätter nicht so kennbar wie bei *Selaginella*. Nur hie und da auf den niederliegenden Stämmen kann man beobachten, dass die unteren Blätter grösser sind als die oberen. In geringem Masse können wir es z. B. sehen am *L. carolinianum* L., welches habituell an unser *L. inundatum* erinnert, dessen Blätter, welche am dicht beblätterten Stengel dem Substrate am nächsten stehen, zweimal breiter sind als die oben stehenden. Den höchsten Grad der Differenzierung erhalten dann die Blätter

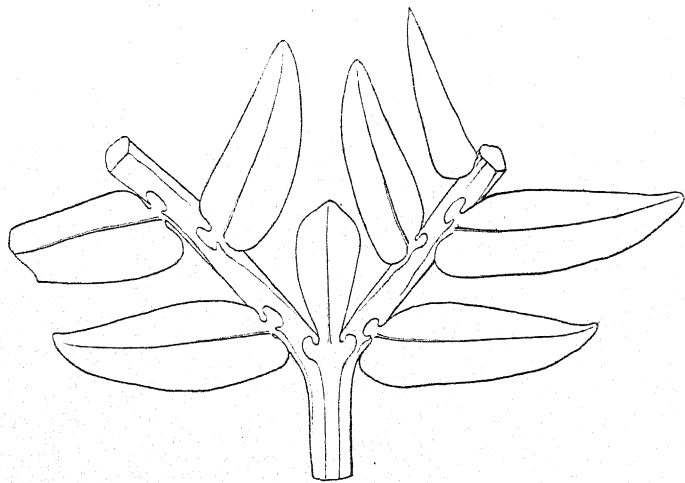


Fig. 142. *Selaginella bella*, beblätterte Stengelpartie von unten, die Blätter besitzen stipuläre Anhängsel, in der Mitte ein Angularblatt. (Original.)

des *L. fussiaei* Dsv. (Peru), bei welchem die unteren flach, gross, in zwei seitlichen Reihen kammartig abstehend sind, die oberen dagegen sehr kleinlich, fast ganz scariös, dem Stengel angedrückt, wodurch diese Art lebhaft einer *Selaginella* ähnlich wird (Fig. 140).

Die abweichendste Gestaltung der Blätter hat *Tmesipteris*, denn hier sind sie verhältnismässig ziemlich gross, länglich (Fig. 143), in einen kurzen Blattstiel verschmälert und mit dem Spreitenrande der Achse zugekehrt (also senkrecht zur Achse).

Auch die Metamorphose der Blätter ist bei den Lycopodineen unbedeutend. Hie und da befinden sich an den Rhizomen nur ein wenig kleinere Schüppchen.

Bei einigen Selaginellen (*S. flexuosa* Spr. = *S. bella* Fé.) sind an der Unterseite am vorderen, basalen Rande der Seitenblätter besondere neben-

blattartige Öhrchen. Das Angularblatt hat sogar beiderseits solche Öhrchen (Fig. 142).

Die Sporenblätter der Gattungen *Lycopodium* und *Selaginella* sind nicht selten den sterilen fast gleich gebildet, auch örtlich sind dieselben von den anderen Blättern (so bei *L. Selago*) nicht verschieden. Zumeist bilden sie aber an den Enden der Zweige Sporenähren, indem sie sehr klein und durch die Form von den Stengelblättern sehr verschieden sind

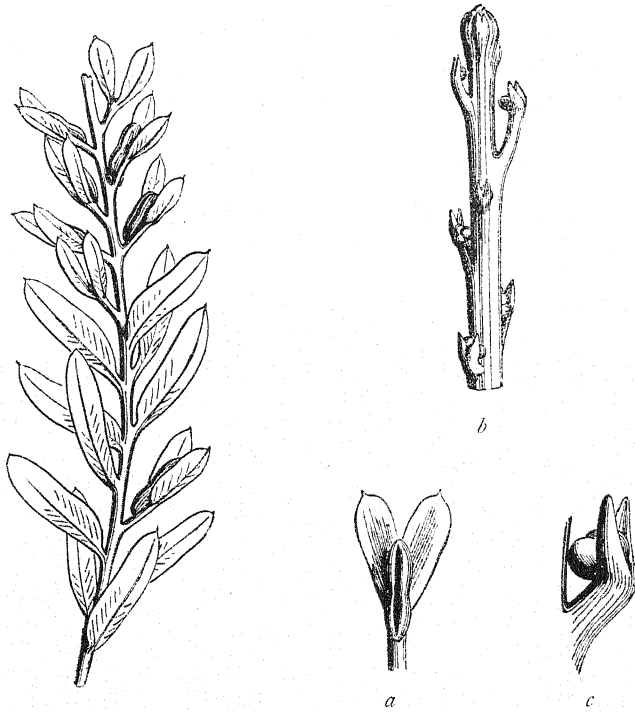


Fig. 143. *Tmesipteris*, Ästchen mit den Sporophyllen, a) ein geteilter Sporophyll mit länglichem Sporangium. b) *Psilotum*, fertiles Ästchen, c) ein Sporophyll. (Nach Maout.)

(*Lycop. Phlegmaria*). *Lycop. subulatum* Dsv. (Bolivia) besitzt am Stengel grosse und spiralige Blätter, in den Fruchthähren aber sehr kleine, ganz anders geformte und gegenständige Sporophylle. Sehr abweichende Sporenblätter haben die Gattungen *Psilotum* und *Tmesipteris*. Hier sind sie nämlich in zwei Teile gespalten; bei *Psilotum* trägt das gespaltene Blatt dreifächerige (Fig. 143), bei *Tmesipteris* zweifächerige Sporangien. Dass Letztere bei *Psilotum* nur als gespaltene Blätter anzusehen sind, geht aus dem Umstande hervor, dass in den Fällen, wo das angelegte Sporangium verkümmert, beide Lappen des Sporophylls sofort in ein einfaches Blatt zusammenfliessen. Bei *Tmesipteris* sieht man unter beiden Lappen des Sporophylls einen gemeinsamen Blattstiel. Übrigens hat auch *Psilotum triquetrum* unter beiden

Sporenlappen einen dicken, gemeinschaftlichen Blattstiel. Die Blätter der Gattung *Lycopodium* zeigen zumeist unter der Mittelrippe (so bei *L. inundatum*) oder beiderseits derselben besondere Schleimkanäle, welche wahrscheinlich den ähnlichen, in die Blattpolster der Gattung *Lepidodendron* einmündenden Kanälen gleichen.

Die Anordnung der Blätter an der Achse ist bei allen Lycopodiaceen sehr mannigfaltig und in einer und derselben Gattung ziemlich variabel (*Lycopodium*, *Selaginella*). Die Blätter stehen hier bald in einer dichten Spirale mit kleinen Divergenzen, bald in mehrzähligen Quirlen, bald abwechselnd paarweise, ja es geschieht auch, dass auf derselben Achse die spirale Anordnung in eine quirlige übergeht.

Ein sehr wichtiges Organ ist die sogenannte Ligula, welche bei allen Selaginellen vorkommt. Es ist dies ein häutiger zarter Auswuchs an der inneren Basis des Blattes (Fig. 144), welcher im Alter gewöhnlich eintrocknet und verschwindet, in der Jugend aber, schon bei der ersten Anlegung aus dem Blatthöckerchen sehr stark entwickelt ist.

Den jetzt lebenden Repräsentanten der *Lycopodiaceen* verwandt sind die *Lepidodendraceen*, welche ausser der Gattung *Lepidodendron* verschiedene andere, zur Karbonszeit lebende Gattungen umfasste, obzwar Reste dieses Typus sogar schon im jüngeren amerikanischen Silur gefunden worden sind. Im Mesozoicum sind sie spurlos ausgestorben.

Die *Lepidodendren* haben etwas Analoges mit den *Calamariaceen*, indem sie ebenfalls baumwüchsig, mit kompliziertem Gewebe im Stamme erscheinen. Der Letztere war dichotomisch verzweigt und trug am Ende der Zweige, wie viele unserer Bärlappen, Sporenähren. Im oberen Teile und an den Zweigen war er dicht mit linealen Blättern besetzt, welche gelenkartig vom Stamme abfielen. Der Stamm war deshalb in der unteren Partie nackt, nur mit eigentümlichen, häufig zierlichen Blattpolstern bedeckt.*) Diese Polster und demnach auch die Blätter

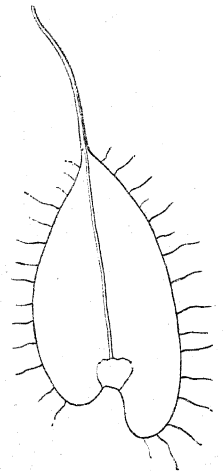


Fig. 144. *Selaginella Martensii*, ein vegr. Blatt, mit der Ligula an der Basis. (Original.)

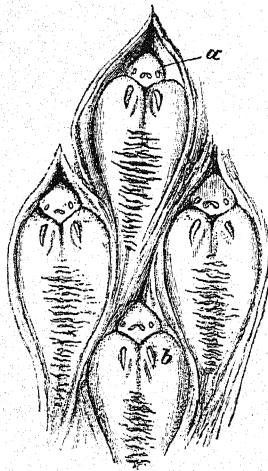


Fig. 144 a. *Lepidodendron Sternbergii*. Eine Partie von der Stammoberfläche m. 4 Blattpolstern, a) Blattnarben, b) Luftkanäle. *(Nach Schimper.)

*) Diese Blattpolster wurden lange Zeit als Schuppen angesehen, mit denen der Stamm wie mit einem Panzer bedeckt aussieht; von daher rührt auch der unpassende Namen *Lepidodendron*.

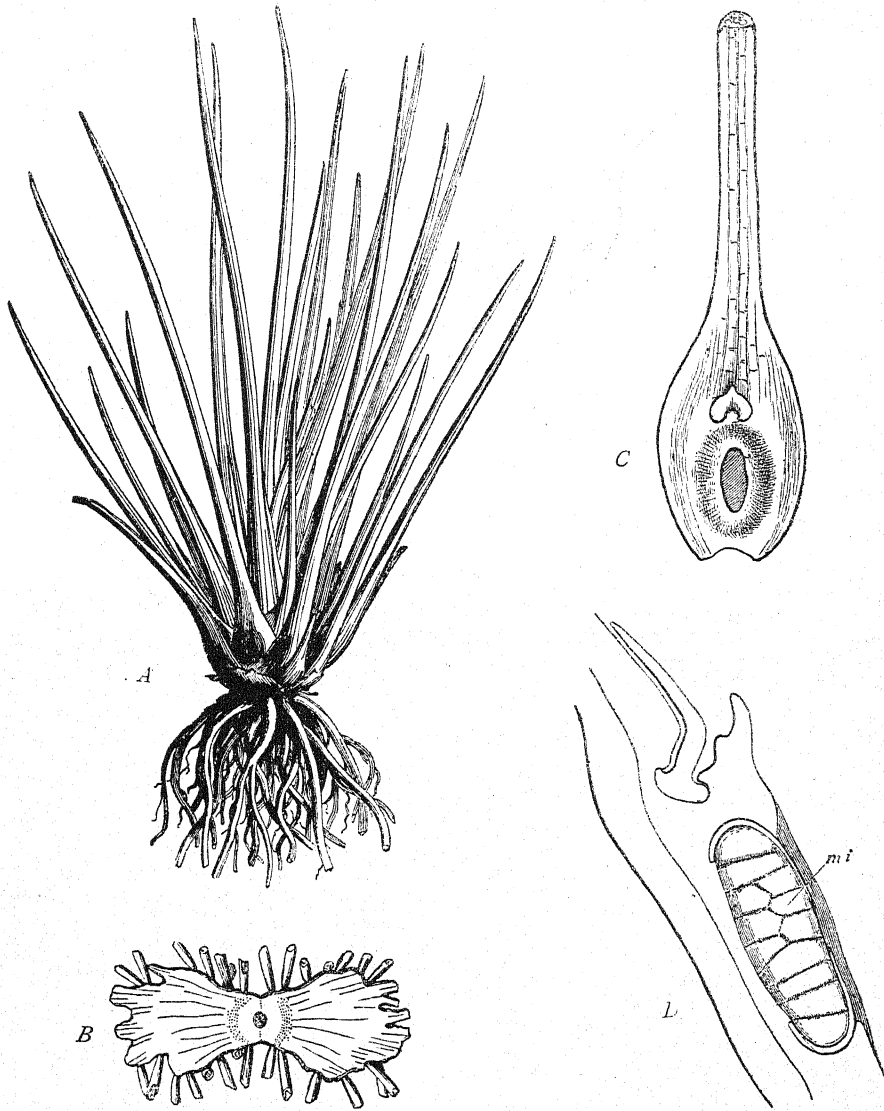


Fig. 145. *Isoetes lacustris*. C) Blatt oben abgeschnitten, a) die Ligula, b) die Höhlung, in welcher ein Sporangium sitzt. (Original.) A) Habitusbild, B) Stammdurchschnitt. (Nach Maout.) D) Blattbasis mit Mikrosporangium (mi). (Nach Bower.)

standen am Stamme in dichten Spiralen. Am Polster (Fig. 144a) sind zwei kleine Schleimöffnungen sichtbar, an der Blattnarbe ist ein Gefäßbündel, welches in die Mittelrippe hinübergeht, dann zwei (vielleicht luftführende?) Seitenkanäle. Über der Blattnarbe sitzt eine kleine Ligula. Die Sporenähren enthielten an der Basis der Schuppen (Sporophylle) Sporangien und zwar oben Mikro-, unten Makrosporangien. Es scheint jedoch, dass neben den heterosporen Gattungen auch isospore gelebt haben.

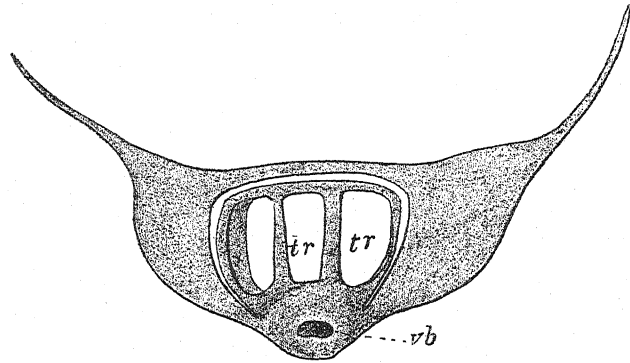


Fig. 146. Querdurchschnitt der Blattbasis von *Isoëtes*, tr) Trabeculae, vb) Gefässbündel.
(Nach Bower.)

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, dass das *Lepidodendron* ein palaeozoischer Typus war, welcher beiläufig zwischen den Familien der Lycopodiaceen und Sigillariaceen stand.

Die Blätter der Gattung *Isoëtes* (Fig. 145, 146) sitzen in einer dichten Spirale am dicken, verkürzten Stamme und zwar halten sie folgende regelmässige Anordnung ein: äusserlich sind Blätter mit Makrosporangien, dann folgen welche mit Mikrosporangien und nach diesen sterile Blätter (also die innerlichsten). Sie sind einige Centimeter lang, ja bei einigen untergetauchten Arten erreicht die Länge des Blattes bis 40 cm (*I. Morei*), nur wenig steif, saftig, dreiseitig-lineal, an der Basis bedeutend scheidenartig erweitert. Oberhalb der Basis an der Innenseite befindet sich eine besondere ausgehöhlte Rinne, aus welcher eine häutige Ligula hervorragt, die unten wulstig ist (glossopodium). Unter der Ligula an den Sporophyllen ist eine tiefe, grosse Sporangiumgrube (fovea), welche bei vielen Arten im Rande von einer zarten, das grosse Sporangium bedeckenden Haut (indusium) verhüllt ist. Das einzige grosse Sporangium steckt in der oberwähnten Grube. Das Blatt ist von einem einzigen Gefässbündel durchlaufen, an dessen Seiten sich 4 Reihen grosser Lufthöhlungen befinden, deren Wände auch makroskopisch am Blatte als Querrippen erkennbar sind.

Die Gattung *Isoëtes* ist eigentlich das einzige lebende Relikt der grossen Gruppe der *Sigillariaceen*, welche in verschiedenen Gattungen im Palaeozoicum (Karbon, Kulm, Devon) gelebt haben. Es waren dies mächtige Bäume mit säulenförmigem, am Ende wenig dichotomisch geteiltem Stamme. Der Oberteil des Stammes und die Zweige waren mit dichten, linealen Blättern besetzt, welche gelenkartig von der Rinde abfielen, indem sie eine Narbe mit einem mittleren Gefässbündel und zwei seitlichen Schleimkanälen zurückliessen. Ober der Blattbasis steht eine kleine Ligula. Die Blätter waren erstaunlicherweise in aufrechten, durch Längsfurchen in der Rinde von einander abgeteilten Reihen angeordnet, so dass der Stamm unten der Länge nach gefurcht aussah. Der Stamm hatte

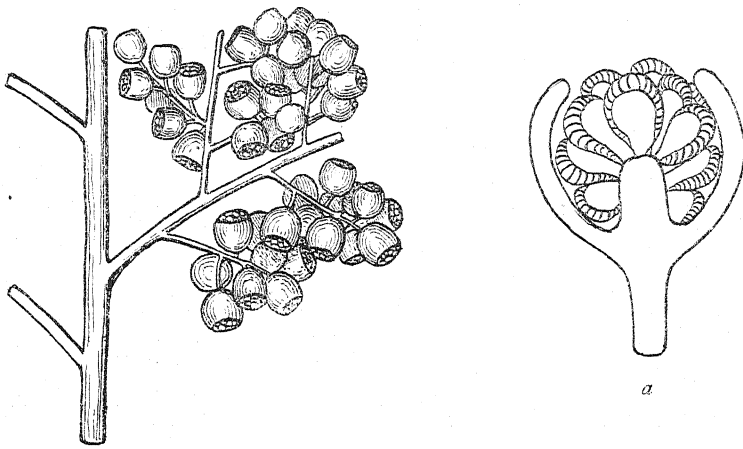


Fig. 147. *Thyrsopteris elegans*. Wedelstück mit zahlreichen Soren, a) ein Sorus mit Sporangien im Durchschnitte. (Nach Kunze.)

mächtig entwickelte Gefässbündel mit einem Cambial-Meristem, dessen Reste wir noch heute in dem Stamme der Gattung *Isoëtes* sehen können. Die Sporophylle mit Mikro- und Makrosporangien an der inneren Basis bildeten dicke Ähren, welche nach Art der Koniferenzapfen unter Hinterlassung grosser Narben an den Zweigen abfielen.

Wir sehen also in den *Sigillarien* einen baumartigen *Isoëtes* sowie etwa in den *Calamiten* ein baumartiges *Equisetum*. Die *Sigillariaceen* waren ein paralleler Zweig zu den *Lepidodendraceen* in der Gruppe der *Lycopodineen*.

c) Sporangien und Sporen.

An den Blättern der Gefässkryptogamen bilden sich Sporen in den sogenannten Sporenbehältern (Sporangien). Die Sporangien der Pteridophyten sitzen entweder als Trichomauswüchse an den Blättern (aus dem oberflächlichen Gewebe — Fig. 150) oder sie sind veränderte Abschnitte des Blattes selbst (*Ophioglossaceae*). Bei den Hydropteriden sind die Sporangien in besonderen grossen Fruchtbehältern, den sogenannten Sporokarprien eingeschlossen. Bei der Gattung *Equisetum* sind die Sporenblätter in besondere, gestielte Schildchen umgewandelt, welche unterwärts die Sporangien tragen. Bei den Bärlappen, Selaginellen und bei *Isoëtes* sitzen die Sporangien an der Basis der Sporenblätter.

Gehen wir nun alle diese Sporangienformen genauer durch.

Die Sporangien der Farne zeigen sich uns als haarförmige Auswüchse in der Regel an irgend einem Nerv an der Unterseite des Blattes und zwar an den verschiedensten Stellen. *Osmunda* bildet ausnahmsweise ihre Sporangien an der Oberseite und Unterseite.

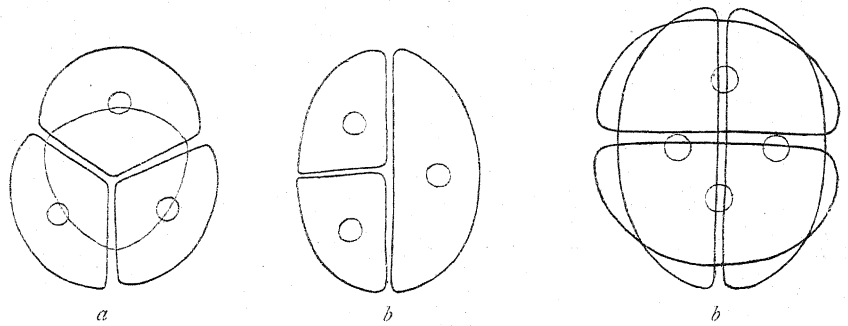


Fig. 148. Schematische Darstellung der Sporenentwicklung in den Archesporzellen der Farne, a) radiale, b) bilaterale Sporen.

Chichester Hart beobachtete den eigentümlichen Fall bei *Athyrium Filix femina*, wo sich Sori an der Ober- und Unterseite der normal entwickelten Blattabschnitte bildeten. In der Familie der *Hymenophyllaceen* bilden sich Sporangien an dem frei herauslaufenden Nerv aus dem Blattrande. Rings um das Sporensäulchen oder den Nerv wächst aus der Spreite des Blattes entweder ein becherförmiger Saum (Trichomanes) oder 2 gleiche Lappen, welche das Säulchen bedecken (Hymenophyllum). Auch bei der Gattung *Thyrsopteris* verwandelt sich der ganze Blattabschnitt in einen Becher, in welchem das Ende des Nervs als sporentragendes Säulchen sitzt (Fig. 147).

Die Sporangien sitzen gewöhnlich zahlreich beisammen, indem sie Sporangienhäufchen (sori) bilden; nur bei einigen Gattungen sitzen sie einzelnweise (*Lygodium*, *Ceratopteris*, *Cymnogramme*) oder nur wenige beisammen (*Gleichenia*). Der dünne, wenigzellige Stiel endigt mit einem kugeligen oder keulenförmigen, vielzelligen Gebilde, in dessen innerem Gewebe sich Zellen befinden (Archesporium), in welchen durch Vierteilung die Sporen sich bilden. Die Sporen entstehen entweder als Zellen im Tetraëder (radial), oder bilateral (Fig. 148), wenn sich die Archesporzelle zweimal in zu einander senkrechter Richtung teilt. Im ersteren Falle haben die Sporen eine tetraëdrische Form (*Cyathea*, *Alsophila*, *Pteris*, *Adiantum*, *Hymenophyllum*), im zweiten Falle eine mehr längliche (*Aspidium*, *Asplenium*, *Nephrolepis*, *Polypodium*, *Phegopteris*, *Cystopteris*, *Onoclea*, *Woodsia*). Die Spore ist an der Oberfläche von einer steifen, oft warzigen Membran (dem Exosporium) umgeben, welche beim Keimen aufspringt und den in eine innere zarte Membran (das Endosporium) eingehüllten Inhalt herauslässt.

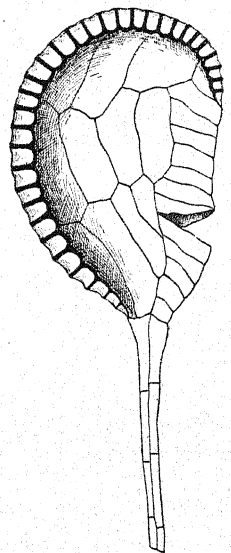


Fig. 149. *Aspidium Filix mas.* Reifes und entleertes Sporangium. (Nach Luerssen.)

Zur Reifezeit hat das kugelige Sporangium äusserlich eine einschichtige Wand und im Inneren eine Höhlung, in welcher sich die freien Sporen befinden. Diese Wand ist teils aus sehr dünnwandigen Zellen, teils aus Zellen mit sehr verdickten, braunen Wänden, welche den sogenannten Ring (annulus) bilden, zusammengesetzt. Dieser Ring hat je nach den Familien eine verschiedene Gestalt und Lage. Bei den Polypodiaceen z. B. (Fig. 149) läuft er am ganzen Umfange des kugeligen Sporangiums hin und endigt oberhalb der Basis des Letzteren. Durch Streckung des Ringes zur Zeit seiner Reife zerreißen die dünnwandigen Zellen unter dem Ende des Ringes und treten dann die Sporen heraus. Elateren bilden sich nirgends, nur bei der Art *Polypodium imbricatum* Karst. sind angeblich die Elateren denen der Schachtelhalme ähnlich.

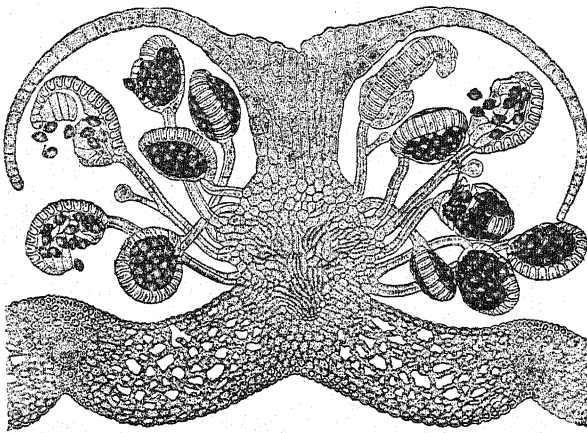


Fig. 150. *Aspidium Filix mas*. Blattstück mit einem Sorus im Durchschnitte, oben Indusium, seitlich Sporangien. (Nach Kny.)

Die Sporangienhäufchen sind gewöhnlich durch eine häutige Schuppe von verschiedener Gestalt geschützt, welche ebenso wie Trichome aus dem oberflächlichen Gewebe am Blattnerv hervorwachsen. Sie wird Schleier (indusium) genannt. Bei *Aspidium Filix mas* z. B. ist er nierenförmig und bedeckt derselbe von oben den Sorus (Fig. 150, 150a). Bei vielen Gattungen (*Adiantum*, *Pteris*) sitzen die Sori längs des Blattrandes, welcher häutig, erweitert und unterwärts eingebogen ist (Fig. 150b). Manchmal hat das Indusium die Form von Haaren, welche unter dem Sorus hervorwachsen (*Woodsia*), in anderen Fällen nimmt er die Form eines, aus dem Blatte herauswachsenden Bechers an, in welchem dann der Sorus sitzt (*Cyathea*). Bei einigen Gattungen fehlt das Indusium überhaupt (*Polypodium*); in solchen Fällen pflegen dann unter den Sporangien sterile Haare (Paraphysen) entwickelt zu sein (*Taenites blechnoides* Sw., *Acrostichum aureum* L. u. a.) oder sie sind auch ganz mit einem dichten Sternhaarfilz bedeckt

(*Nipholobolus*, *Platycterium*). Bei vielen Arten der Gattungen *Polypodium* und *Vittaria* sind die Sori in besondere Grübchen oder Rinnen eingesenkt.

Die Gestalt der Indusien, ihre Stellung am Blatte und die Form der Sporangien bildet die Grundlage der speciellen Systematik der Farne.

Die abweichendste Gestaltung der Sporangien weisen die Familien der *Ophioglossaceen* und *Marattiaceen* auf.

Die zur erstgenannten Familie gehörige Gattung *Botrychium* hat die fertile Blatthälfte (Fig. 120) in eine Menge kleiner Abschnitte geteilt, welche durchweg in runde Sporangien ohne Ring, aber mit vielzelligen Wänden ungewandelt sind. Die fertile Blatthälfte der Gattung *Ophioglossum*

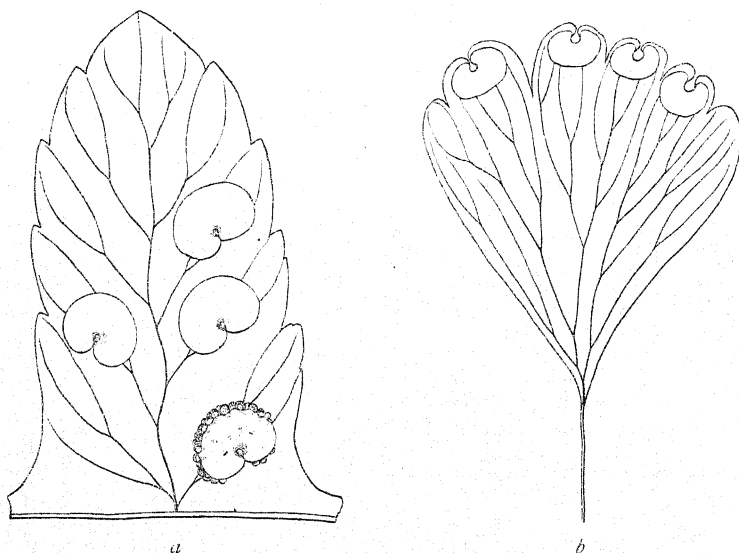


Fig. 150a. *Aspidium Filix mas*, Blattnieder mit Sori auf den Blattadern. (Original.)
150b) *Adiantum*, Blattnieder mit randständigen Sori. (Original.)

hat eine walzige, in zwei Reihen von Kammern geteilte Form. In diesen Kammern bilden sich die Sporen (Fig. 151). Aus diesen Beispielen ist zu ersehen, dass das Sporangium allerwärts kein Trichomorgan sein muss, sondern dass die Sporen in dem inneren Blattgewebe direkt entstehen können — also ganz ähnlich wie die Pollenkörner in den, in Staubgefäße verwandelten Blättern entstehen. Die Gattung *Helminthostachys* hat sogar eine auffallende Ähnlichkeit in der Gestaltung der Sporangien mit den Staubblättern vieler Koniferen, denn hier sitzen einige Sporangien unter dem sterilen Schildchen an einem kurzen Stiele (Fig. 151).

Die Sporangien der Familie der *Marattiaceen* haben ebenfalls viel-schichtige Wände und wachsen in ein Gesamtgebilde zusammen, welches den Namen Synangium führt. Ein solches Synangium hat bei der Gattung *Marattia* die Gestalt eines ellipsoidischen, massiven Körpers, welcher in

der Mitte in zwei Klappen aufspringt, die dann an der Innenseite in die einzelnen Kammern gehende, kleine Öffnungen bekommen. Bei der Gattung *Kaulfussia* ist das Synangium rund, mit Öffnungen an der Innenseite.

Den Synangien wurde von vielen Autoren eine grosse Wichtigkeit beigelegt und deshalb hat man auch die *Marattiaceen* als eine eigene Gruppe der Gefässkryptogamen neben die Farne gestellt. Das ist aber ganz gewiss unrichtig, denn selbst in dem Falle, wenn diese Familie einen besonderen Typus der Farne vorstellen würde, so hängt sie dennoch mit Letzteren eng zusammen und sind die Synangien derselben doch nichts anderes, als gewöhnliche, zusammengewachsene Sporangien. Es bildet sich ja unter ihnen bei der Gattung *Angiopteris* sogar ein Indusium. Dass sie anatomisch zusammengesetzter sind und sich einigermassen anders entwickeln, ändert an ihrer morphologischen Bedeutung gar nichts.

Über die Sporangien der Hydropteriden haben wir bereits oben eine hinreichende Darstellung in dem von der Keimung der Mikro- und Makrosporen handelnden Absatze gegeben. Hier wollen wir blos noch einige Details nachtragen. Die Sporangien aller Hydropteriden (früher Rhizocarpeen genannt) sind insgesamt von zweierlei Art, indem sie einmal Mikro- und das anderemal Makrosporen enthalten, und sind in besondere, mehrzellige Fruchttträger oder sogenannte Sporokarprien eingeschlossen. Diese Sporokarprien von beiläufig kugeliger Gestalt sind gross, makroskopisch und sitzen als Bestandteil des Blattes an der Stielbasis des sterilen Blattes.*) Sie enthalten bald Makro- und Mikrosporangien, bald nur ein Geschlecht. In den Mikrosporangien ist zwar eine grosse Anzahl von Mikrosporen enthalten, in den Makrosporangien aber befindet sich durchweg nur eine einzige Makrospore.

Die Sporokarprien der Gattung *Salvinia* sind kugelig und sitzen zahlreich an der Basis des wurzelartig umgewandelten Blattes (Fig. 99). Einige

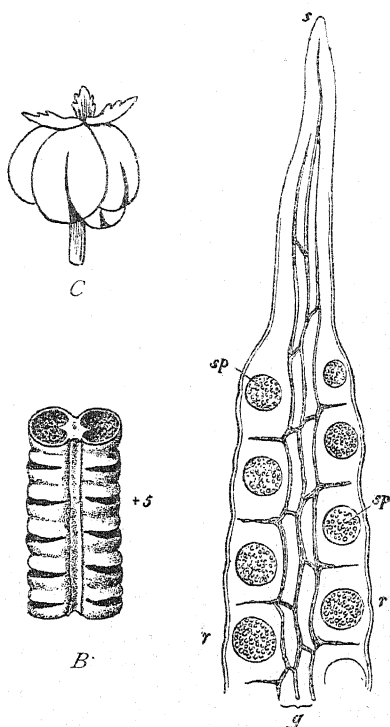


Fig. 151. *Ophioglossum vulgatum*. Fertile Blatthälfte im Durchschnitte, sp) Sporangienhöhlungen, g) die Gefässbündel (nach Sachs). B) Fertiler Blattabschnitt mit aufgesprungenen Sporangien (nach Bitter). C) *Helminthostachys zeylanica*, ein fertiles Blattabschnitt mit Sporangien (nach Hooker).

*) Von der morphologischen Bedeutung derselben wurde oben S. 168 gehandelt.

davon enthalten ausschliesslich Makrosporangien, andere nur Mikrosporangien.*) Die Wände der Sporokarpn sind mit länglichen Luftkanälen versehen, offenbar zur Erleichterung des Schwimmens auf dem Wasser.

Die Sporokarpn der Gattung *Azolla* sitzen an der Unterseite der Blattbasis unter dem häutigen Lappen, in nicht grosser Anzahl. Die weiblichen enthalten ein einziges Makrosporangium und sind bedeutend kleiner als die Mikrosporangien, welche eine grosse Anzahl von Mikrosporangien enthalten. Nach den Beobachtungen Strasburgers und Goebels sind die Sporokarpn auch hier umgewandelte Blattabschnitte, obzwar sie dicht in den Blattwinkeln sitzen.

Die Sporokarpn der Gattung *Marsilia* sind sehr zusammengesetzt und sitzen an der Blattstielbasis einzeln oder in grösserer Anzahl. Sie enthalten zwei Reihen, zahlreiche Makro- und Mikrosporangien einschliessender Kammern und ziehen sich endlich als längliche Säckchen an einer Schnur hinauf, welche sich aus dem Umkreise des Sporokarpiums herauswindet. Dass die Sporokarpn der *Marsilia* nur ein umgewandelter Blattabschnitt sind, beweist glänzend ein von A. Braun (Akademie der Wissenschaften, Berlin 1870) beschriebener Fall, wo statt des Sporokarpiums bloss ein flaches Blättchen zum Vorschein gelangte, ferner der interessante Fall Buesguens, wo wieder von den vegetativen vier grünen Blättchen drei sich in Sporokarpn umgewandelt haben.

Die Sporokarpn der Gattung *Pilularia* (Fig. 103) sind kugelig und knapp in den Blattwinkeln sitzend (aber dennoch mit der Blattbasis zusammenhängend). Sie sind durch Scheidewände in vier Fächer geteilt. In den Fächern sitzen Makro- und Mikrosporangien an der Wandplacente.

Die Sporangien der Gattung *Equisetum* haben die Form von Säckchen, die zur Zeit der vollkommenen Entwicklung zart, einschichtig, in verschiedener Anzahl unter einem eckigen, in der Mitte mit einem Stiel versehenen Schildchen hängend erscheinen. Die gestielten Schildchen stehen in vielzähligem Quirl und stellen umgewandelte Blätter (Sporophylle) dar. So bilden diese Sporophylle eine walzenförmige Ähre, welche den Stengel stets (ausnahmsweise auch die Zweige) abschliesst und morphologisch der männlichen Koniferenblüte homolog ist. Namentlich die männliche Blüte der Eibe (*Taxus*) ist in dieser Beziehung bemerkenswert, weil sie in der Wesenheit ihre Staubblätter ganz ähnlich ausgebildet hat. An der Basis der Blütenähre des Schachtelhalmes ist zumeist ein Quirl von Bracteen (der sogenannte »Ring«) vorhanden, welcher eine Art von Übergang von den scheidenförmigen Stengelblättern zu den Sporophyllen in der Ähre bilden. Auch bei den Koniferen (ebenso wie bei *Taxus*) sind solche Bracteen nicht selten ausgebildet. Häufig kommen abnorme Fälle vor, wo die Blütenähre wieder in einen vegetativen Stengel durchwächst (Milde u. a.).

*) Heinricher hat einmal auch ein Sporokarpium mit Makro- und Mikrosporangien gefunden.

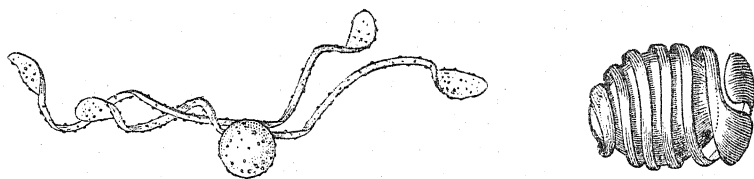


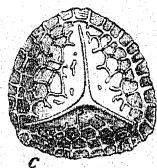
Fig. 152. *Equisetum arvense*, Sporen mit Pseudoelateren.

Da kann man alle Übergänge zwischen Scheidenblättern und Sporophyllen gut verfolgen.

Die Sporangien öffnen sich zur Reifezeit an der Innenseite mittelst eines Längsrisse und lassen zahlreiche Sporen heraus. An der Aussenseite des Sporangiums haben dessen Zellen spiralförmige Verdickungen, während an der Innenseite vor dem Aufspringen des Sporangiums ringförmige Verdickungen zum Vorschein kommen. Die Sporen enthalten schon vor Keimung Chlorophyllkörner und haben eine dreifache Zellmembran (nach Leitgeb sogar eine vierfache). Die äussere springt an der reifen Spore auf in Gestalt von zwei Bändern, welche die Spore spiralförmig umwinden. Diese Bänder sind hygroskopisch (Pseudoelateren) und bewirken durch ihre Bewegungen das Herausfallen der Sporen (Fig. 152). Man hat früher allgemein geglaubt, dass sie der Verstreuerung der Sporen dienlich sind wie die Schleudern der Lebermoose, neuere Autoren aber sind der Meinung, dass sie dazu dienen, damit die Sporen mehr beisammen bleiben, welche dann an geeignetem Standorte sofort zu Prothallien aufkeimen, die, wie schon erwähnt wurde, zweihäusig sind und demnach, wenn sie befruchtet werden sollen, in beiden Geschlechtern nahe bei einander sein müssen. Die Keimfähigkeit der Sporen dauert bloß einige Tage.

Bei den Schachtelhalmen haben wir also hinsichtlich der übrigen Gefässkryptogamen den Fall, wo die Sporophylle ganz anders gestaltet sind als die vegetativen Blätter, so dass also bei den Schachtelhalmen die Metamorphose des Blattes die höchste Stufe erreicht. Infolge dessen ist auch der Begriff der »Blüte« im Sinne der Phanerogamen bei den Schachtelhalmen unter den Gefässkryptogamen am besten ausgesprochen.

Die Sporangien der Gattung *Lycopodium* sitzen an der oberen Basis schuppenförmiger Blättchen, obzwar sie bei einigen Arten vom Blatte bis in den Blattwinkel selbst heruntersteigen. Sie sind einfächerig, von nierenförmiger Gestalt und ihre Wandungen in den unteren Partien mehrschichtig, nach oben zu nur zweischichtig. Sie öffnen sich mittelst einer Querspalte. Die Sporophylle unterscheiden sich entweder bedeutend von den vegetativen Blättern (*L. clavatum*, *L. complanatum* u. a.) oder sie sind von ganz gleicher Gestalt (*L. Selago*); im ersteren Falle bilden sie eine walzige, dichte Ähre (»Blüte«), welche von



Figur 153. *Lycopodium clavatum*, Spore, vergr.

einem längeren Stiele gestützt ist (*L. clavatum*, *L. annotinum*). Manchmal bilden die Blütenähren zusammengesetzte, gabelig geteilte Blütenstände (*L. volubile*, *L. Phlegmaria*). Die Sporen pflegen in der Umgebung durch den Wind verstreut zu werden.

Es hat den Anschein, dass es wie bei den Schachtelhalmen von der ungeheueren Menge der ausgestreuten Sporen nur einer unbedeutenden Zahl gelingt, zu Prothallien aufzukeimen. Mir wenigstens ist es niemals gelungen, in der Natur dort, wo Bärlappen in grosser Menge vorkommen, eine derselben entsprechende Zahl junger Pflanzen aufzufinden. Aus dieser Ursache vermehren sich die Bärlappen und Schachtelhalme gewöhnlich nur vegetativ. Wir kennen auch keine einjährigen Arten (siehe weiter unten *L. inundatum*).

Zur Zeit, wo die Verstäubung der Sporen stattfindet, legen sich die Sporophylle gewöhnlich zur Seite, damit die Sporen besser herausfliegen können. Diese sind tetraëdrisch zugerundet, mit zierlichen Strukturen auf der Oberfläche des Exosporiums (Fig. 153). Es gibt angeblich auch welche, die bilateral sind.

Die Sporangien der Gattung *Phylloglossum* (der einzigen Art aus dem australischen Gebiete) sind der Gattung *Lycopodium* ähnlich und sitzen in den Achseln der dreieckigen, kleinen Sporophylle (Schüppchen), welche die kurze Ähre (»Blüte«) an dem kurzen, aufrechten und blattlosen Stengel zusammensetzen. Die Blätter sind lang, lineal, so dass hier die vegetativen Blätter sich von den fertilen beträchtlich unterscheiden.

Die Sporangien der Gattung *Tmesipteris* (mit einer einzigen, im Gebiete Australiens und Polynesiens verbreiteten Art) sind, so wie die ganze Pflanze, von der Gattung *Lycopodium* sehr abweichend (Fig. 143). Sie sind länglich und zweifächerig und sitzen auf einem kurzen Blattstiel zwischen zwei flachen Blättchen. Sie öffnen sich oben durch eine gemeinsame Längsritze. Über die Bedeutung der beiden das Sporangium stützenden Blättchen haben wir schon oben (S. 215) gesprochen. Hier wäre nachtragsweise nur noch zu bemerken, dass Goebel tatsächlich auch solche Fälle gefunden hat, wo das einfache, einfächerige Sporangium auf dem einfachen Blatte sass, was die früher gegebene Erklärung gut bestätigt.

Die Sporangien der Gattung *Psilotum* (Fig. 143) sind gross, dreilappig und dreifächerig. Jeder Lappen öffnet sich sodann durch seine obere Längsritze. Dass sie durch zwei Blättchen an gemeinschaftlichem Blattstiele gestützt sind, ist leicht begreiflich, denn beide Blättchen unterstützen gleichsam wie Gabeln das dreikielige Sporangium besser, als es ein einfaches Blättchen in der Mediane unter dem Kiele eines Sporangiumlappens zu tun imstande wäre.

Die Blütenähren der Gattung *Selaginella* sind gewöhnlich scharf von dem übrigen Stengelteile geschieden und die Sporenblätter entweder senkrecht oder schief oder wagrecht eingefügt. Im ersteren Falle sind die Sporophylle in der Ähre radiär, in den zwei anderen Fällen dorsiventral, d. h. so, wie zwei obere und zwei untere Blattreihen an vegetativen Zweigen

angeordnet. In den radiären Ähren sind die Sporophylle in den häufigsten Fällen in vier gleiche Reihen gestellt (in abwechselnden Paaren).

S. Dregei hat nach Hieronymus vollkommen dorsiventrale Fruchtähren, welche wagrecht über dem Substrate so auf den Ästen ausgebreitet sind, dass die oberen zwei Reihen grosse, sterile Blätter, die unteren zwei Reihen kleine gewimperte, sporentragende Blätter bilden. In der Farnsammlung Feistmantels liegen zahlreiche Formen (Arten?) aus Ostindien vor, die bald kahle, bald gewimperte Blätter besitzen. Die Fruchthähre einer dieser Formen stellt uns die Fig. 154 dar.

Von allen den erwähnten Typen unterscheidet sich eine Gruppe von Arten, welche die Stengelblätter alle gleich in spiraliger Ordnung haben und allmählich in die, was die Form anbelangt, kaum veränderten, ebenfalls spiraligen Sporophylle an der aufrechten Ähre übergehen. Hierher gehört auch unsere mitteleuropäische Gebirgsart *S. selaginoides* Lnk. (*S. spinosa*).

Die Sporophylle (Fig. 155) sind gewöhnlich kleiner als die Blätter, sackartig ausgehöhlt, mit einem Rückennerv versehen und häufig grannig zugespitzt. Deshalb sind die radiären Ähren scharf vierkantig. An der Basis der Sporophylle pflegen bei einigen Arten zwei hornförmige Anhängsel, zwischen welche das zunächst unter ihnen stehende und durch dieselben so geschützte Sporangium einfällt, vorzukommen. Nicht selten geschieht es auch, dass in der unteren Partie des Ährchens die Sporangien an den Sporophyllen verkümmert sind. Auch dann wurden aber schon Fälle der Durchwachsung des Ährchens in eine sterile, beblätterte Achse beobachtet.

Die Mikrosporangien nehmen regelmässig den Oberteil, die Makrosporangien den unteren Teil des Ährchens ein. Die Makrosporangien kommen manchmal an der Basis des Ährchens nur in geringer Anzahl (1—3) vor, selten ereignet es sich, dass sie gänzlich verschwinden und dass die Ähre (»Blüte«) entweder rein männlich oder rein weiblich (*S. Martensii*, *S. pectinata*, *S. brasiliensis*) wird. Bei der Art *S. chrysocaulus* sind die

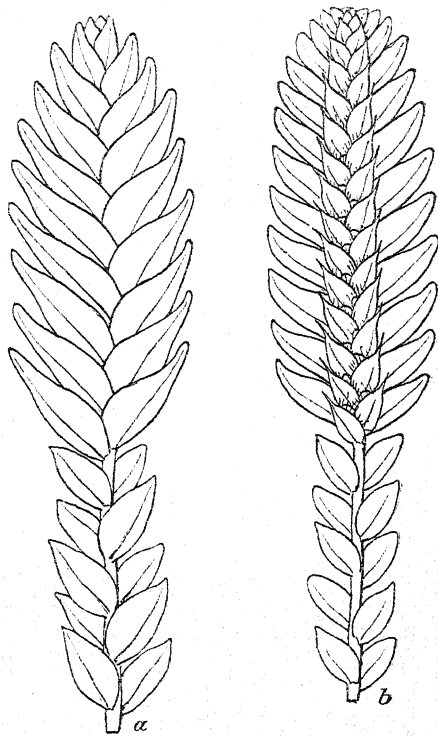


Fig. 154. *Selaginella* sp. (ex aff. *S. Dregei*). Sporentragende Ähre von oben und von unten. (Original.)

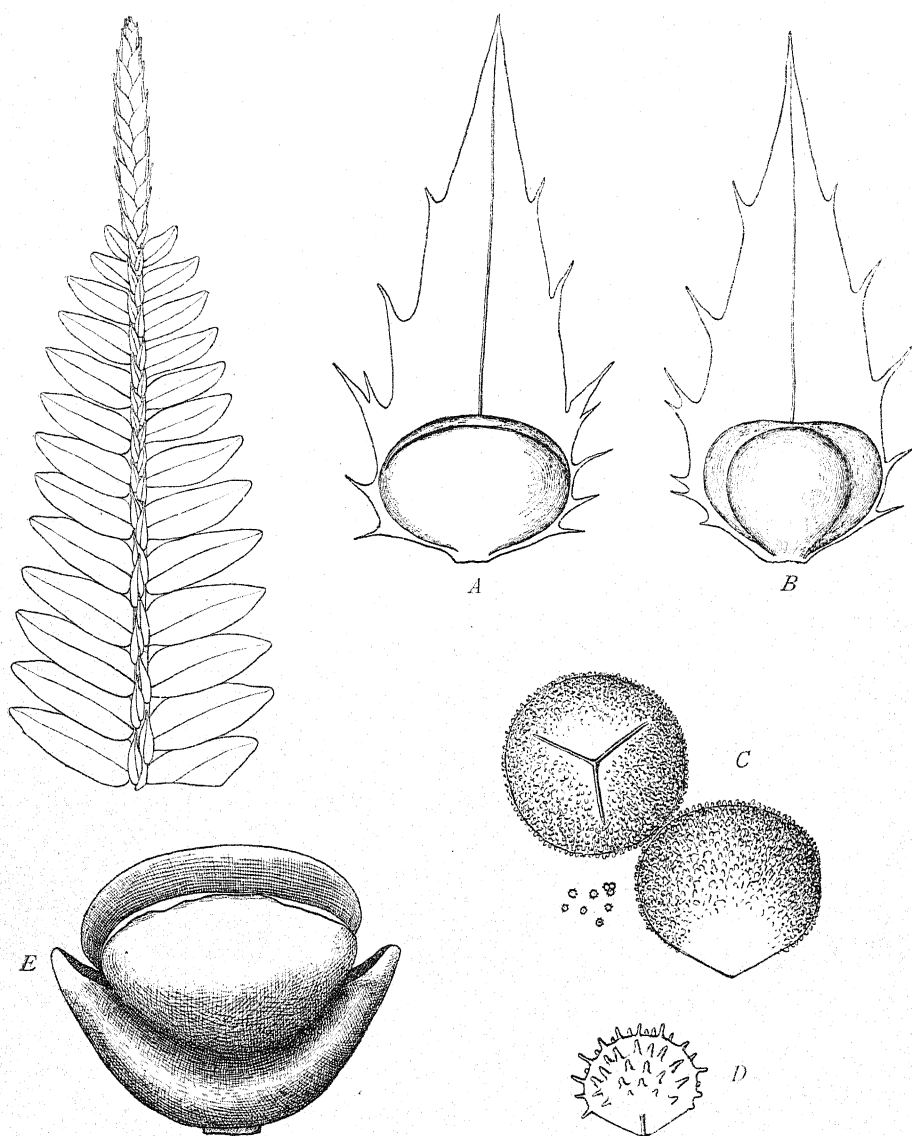


Fig. 155. *Selaginella bella*. Ästchen mit endständiger sporentragender Blüte. A) *Sel. selaginoides*, Sporophyll mit Mikrosporangium, B) Sporophyll mit Makrosporangium, C) Makro- und Mikrosporen, D) eine vergrößerte Mikrospore, entleertes Makrosporangium mit wulstiger Basis. (Original.)

Mikro- und Makrosporangien an der Ähre vermischt, was übrigens nicht selten auch bei *S. helvetica* beobachtet werden kann.

Interessant ist es, der Bemerkung Goebels zufolge, dass es auch in den zwitterigen Ährchen kaum je zur Kopulation zwischen den Mikro- und Makrosporangien derselben Ähre kommt, weil die Makrosporangien

viel früher reif werden und die Sporen herauslassen als die Mikrosporangien (also eine Art von Proterogynie). Überdies dauert es längere Zeit, ehe die Makrosporen zu keimen beginnen. Es scheint also, dass schon bei den Selaginellen eine Kopulation durch Kreuzung notwendig ist.

Hieronymus konnte auf Grund der Untersuchung sämtlicher bekannter Arten der Gattung *Selaginella* die Regel konstatieren, dass die Makrosporangien stets die untere und die Mikrosporangien immer die obere Partie des Ährchens okkupieren. Infolge dessen finden wir in aufrechten Ährchen die Makrosporangien an dem Unterteil des Ährchens, bei horizontalen (dorsiventralen) Ährchen an der Unterseite (hinter den unterseitigen Sporophyllen) und in den, an der Pflanze herabhängenden Ährchen an der Spitze desselben. Die Ursache davon sucht Hieronymus zum Teil im Geotropismus, zum Teil im Heliotropismus. Diese Beobachtung fand ich selbst an der fertilen *S. helvetica* bestätigt. Hier kommen bald ganz aufrechte und dabei radiäre Ährchen vor, mit den Makrosporangien durchweg am Unterteil des Ährchens. Dann kommen wieder fast horizontal geneigte und deutlich dorsiventrals Ährchen vor, in welchem Falle sich die Makrosporangien regelmässig hinter den unteren und die Mikrosporangien hinter den oberen Blättern befinden. Es kommt auch hie und da der Fall vor, dass hinter den unteren Blättern sich Mikrosporangien entwickeln, während die oberen steril bleiben.

In den Mikrosporangien befindet sich eine grosse Anzahl ganz kleiner Mikrosporen, die Makrosporangien dagegen enthalten bloss 4 grosse Makrosporen (die grössten hat *S. exaltata*, etwa $1\frac{1}{2}$ mm). Seltener gibt es der Makrosporen weniger (durch Verkümmern einiger) oder mehr (8).

Die Mikrosporen sind im Verhältnisse zu den Makrosporen kleinwinzig, siehe z. B. in Fig. 155 die verhältnismässige Vergrösserung beider bei *S. selaginoides*. Die Makro- und Mikrosporen zeigen an der Oberfläche der Zellhaut zierliche Strukturen und beide entstanden im Archesporium durch tetraëdrische Vierteilung, woher auch ihre rundlich-vierseitige Gestalt stammt.

Das Herausschleudern der Makrosporen erfolgt durch einen besonderen Mechanismus, welcher in der Ausbildung verschiedener Gewebe in den Wänden und in der Basis des Makrosporangiums begründet ist. Zuerst neigt sich die vordere Klappe herunter, worauf die unteren Wände des Sporangiums die Sporen elastisch herausdrücken, so dass sie aus der Ähre weit wegfliegen. Das Sporangium besteht nämlich zur Reifezeit (Fig. 155) aus dem unteren, wulstigen, aufgedunsenen Teil, dann aus dem oberen, welcher zwei häutige Klappen enthält. Der untere, harte, blass gefärbte Teil fungiert eben bei der Herausschnellern der Sporen. Die Makrosporen von *S. selaginoides* schiessen mit grosser Vehemenz bis auf eine Entfernung von 50 cm hinaus.

Die Mikrosporangien sind beiläufig nierenförmig gestaltet und öffnen sich durch einen Querriss oder zwei Klappen. Die Makrosporangien sind

mehr oder weniger dreilappig, weil drei, nach aussen hin situierte Sporen die Wände hinauswölben, während die vierte am Grunde des Sporangiums liegt. Die Sporangien entstehen in der Jugend nicht aus oberflächlichen Zellen wie die Trichome, sondern sind tiefer im Blattgewebe angelegt. Sie sitzen entweder etwas höher oberhalb der Blattbasis, oder auch in der Achsel selbst. Bei einigen sollen sie angeblich schon in der ersten Jugend aus der Achse und keineswegs aus den dem Blatte angehörigen Zellen entstehen; zur Reifezeit zeigen sie sich dann tatsächlich eher an der Achse als in der Blattachsel. Aus dieser Entwicklung folgt allerdings durchaus nicht, dass das Sporangium nicht zum Blatte als dessen Bestandteil angehört, es wurde ja infolge des Wachstums gleich in der Jugend vom Blatte auf die Achse fortgetragen, ein Fall, welcher bei den Phanerogamen unzähligmal in den Achselknospen zum Vorschein gelangt.

Die Sporangien der Gattung *Isoetes* (Fig. 145) sind ziemlich gross und entstehen, wie schon dargelegt wurde, in dem Grübchen an der Blattbasis. Ihre Entwicklung in der Jugend erfolgt aus dem hypodermalen Gewebe, wie bei den Lycopodiaceen, Selaginellen, Equiseten und Marattien. Beide sind durch unvollkommene Scheidewände (trabeculae) in zahlreiche Kammern geteilt, welche aber miteinander kommunizieren. Die Sporen entstehen geradeso wie bei den Selaginellen durch Vierteilung und haben eine annähernd tetraëdrische Gestalt. Zur Reifezeit faulen die Wände des Sporangiums und so gelangen die Sporen ins Wasser. Die Makrosporen der gemeinen Art *I. lacustris* keimen im Frühjahr.

d) Der Stamm der Gefässkryptogamen.

Die Stämme (Achsen) der Gefässkryptogamen haben wie bei den Phanerogamen eine verschiedene Gestalt als Stengel oder Stämme von aufrechtem Wuchse, als horizontale Wurzelstöcke oder kriechende Rhizome, als fadenförmige, auf dem Wasser schwimmende Stämmchen. Sie sind in verschiedener Anordnung und verschieden dicht mit Blättern besetzt.

Die Achsen der Farne als der grössten Gruppe der Gefässkryptogamen zeigen, wenn man von den Hydropteriden absieht, einen dreifachen Typus: als kriechende, wagrechte Rhizome oder Wurzelstöcke, als aufrecht stehende Stämme und als kugelige, grosse Stämme (das Letztere blos bei den Gattungen *Angiopteris* und *Marattia*).

Die kriechenden oder niederliegenden Wurzelstöcke und Rhizome der Farne sind bald dicht beblättert und wenig verzweigt (*Aspidium Filix mas*, *Asplenium septentrionale* u. a.), bald entfernt mit Blättern besetzt und reichlich verzweigt (*Polypodium Dryopteris*, *Pteris aquilina*, *Gleichenia*). Die Blattbasen bleiben, wie schon oben bemerkt worden ist, längere Zeit an dem Wurzelstocke am Leben, ehe sie gänzlich abfallen und lassen am Wurzelstocke Blattnarben zurück. Fast alle Farne sind ausdauernd; eine

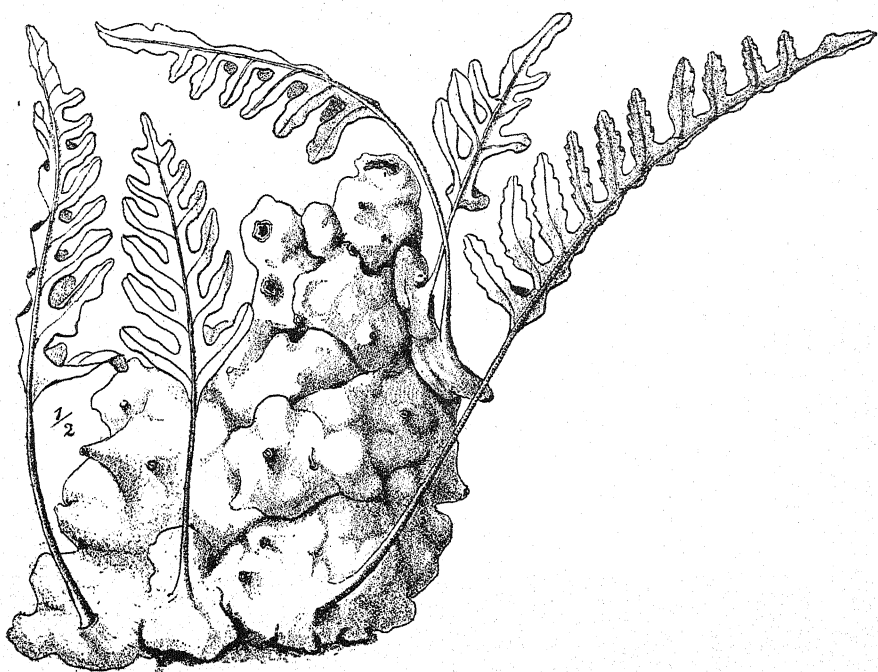


Fig. 156. *Polypodium patelliferum* mit fladenförmig ausgebreitetem Rhizom. (Nach Burck.)

einzigste, seltene Ausnahme bilden die einjährigen *Ceratopteris thalictroides* und *Gymnogramme leptophylla*, deren Achsenteil überhaupt stark reduziert ist.

Die horizontalen Wurzelstöcke und Rhizome zeigen mehr oder weniger ein dorsiventrales Wachstum, d. h. sie sind an der Unterseite mehr ausgewölbt oder erweitert und daselbst hauptsächlich mit Nebenwurzeln bewachsen, während sie an der Oberseite Blätter in verschiedener Anordnung, oft in zwei Reihen (*Polypodium vulgare*, *Danaea*), seltener in einer Reihe tragen. Die Anordnung der Blätter in solchen Fällen ist allerdings sekundär, was eben durch das ungleiche Wachstum der Achse bewerkstelligt wird.

Die Dorsiventralität der Wurzelstöcke geht bei einigen exotischen Arten so weit, dass die Wurzelstöcke ganz sonderbare Formen annehmen. So hat das auf Borneo vorkommende *Polypodium patelliferum* Burck (Fig. 156) die Gestalt fleischiger, dem Substrate aufliegender, grüner Fladen, auf denen hie und da unserem Engelsüss ähnliche Blätter emporwachsen. Die Anordnung dieser Blätter scheint ebenfalls das zweireihige System einzuhalten. Das in demselben Gebiete verbreitete *Polypodium sinuosum* Wall. hat dicke, an der Oberseite mit Blättern besetzte und der ganzen Länge nach hohle Wurzelstöcke. In diesen Höhlungen nisten regelmässig Kolonien von Ameisen.

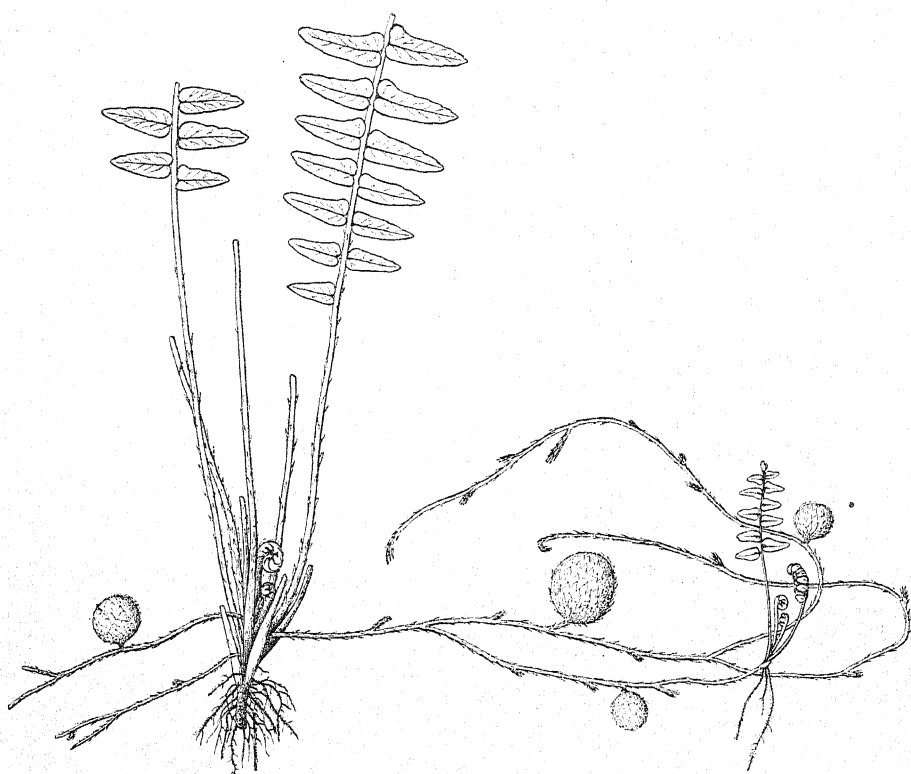


Fig. 157. *Nephrolepis tuberosa*. Aus dem Stamme treiben lange, dünne, blattlose Ausläufer, welche auch kugelige Knollen tragen. (Original.)

Die Rhizome der gemeinen *Struthiopteris germanica* sind dick wie Stricke, entfernt mit schuppigen Blättern besetzt und bis auf 3 Meter weit unter der Erde hinkriechend. Die Enden dieser Rhizome können sich aufrichten, verdicken und statt der Schuppen grosse, oberirdische Blätter entwickeln und so einen neuen Stock bilden.

Die sonderbarsten Rhizome haben einige Arten der Gattung *Nephrolepis* (Fig. 157), so *N. tuberosa*, *N. exaltata* und *N. volubilis* (durchweg exotisch und zumeist epiphytisch). Aus dem beblätterten Wurzelstocke wachsen zwischen den Blättern (besonders unter den Blattbasen) dünne, manchmal drahtförmige, bis 1 Meter weit kriechende oder auf Baumstämmen sich hinschlingende Ausläufer. Diese sind der ganzen Länge nach mit zahlreichen, häutigen Spreuschuppen besetzt, haben aber nirgends auch nur eine Spur von Blättern, sind also vollkommen blattlos. An der Unterseite wachsen Nebenwurzeln. Hie und da verzweigen sie sich, wobei die Enden der Zweige bei *N. exaltata* plötzlich Blätter entwickeln und sich so in ein beblättertes Rhizom oder einen neuen Farnstock verwandeln können. Bei der Art *N. tuberosa* verwandeln sich sogar

die Seitenzweige in runde, etwa walnussgrosse Knollen, welche dann wie eine Frucht an kurzen Stielen an dem drahtförmigen Rhizome hängen. Diese Knollen sind ebenfalls mit Spreuschuppen bedeckt, aber gleichfalls vollkommen blattlos.

Ähnliche, ganz blattlose Rhizome kommen bei den Phanerogamen nicht vor, denn hier kann man immer auch auf den scheinbar blattlosen Rhizomen wenigstens die Rudimente von Schuppen konstatieren.

Die Existenz eines solchen Achsengebildes vermag uns (im Hinblick auf unsere oben gegebene Theorie der Entstehung der Farnachse aus den Blattbasen) in Verlegenheit zu bringen. Sie kommen an der Achse zwischen den Blättern exogen zum Vorschein so wie normale Zweige bei anderen Farnen und besitzen nach Lachmann ähnliche Gefässbündel wie echte beblätterte Stämme.

Uns will es bedünken, dass diese Rhizome etwa dieselbe Bedeutung haben, wie die Wurzelträger bei den Selaginellen. Es sind dies Achsenauswüchse, welche weder die Natur von Wurzeln noch von Achsen haben. Bei den Selaginellen bringen sie aber endogen wahre Wurzeln hervor, während sie hier am Ende exogen in eine neue beblätterte Achse übergehen. Mit Rücksicht auf die streitigen Ansichten über die Bedeutung der Wurzelträger bin ich geneigt in beiden genannten Fällen die Rhizome von *Nephrolepis* ebenso wie die Wurzelträger als Meristenauswüchse der Achse anzusehen, welche eigentlich noch zu der Achse, aus der sie hervorkommen, als Bestandteil angehören. Deshalb erzeugen sie auch bei *Nephrolepis* exogen Seitenachsen und bei den Selaginellen endogen Wurzeln. Wir haben da in der Tat einen neuen morphologischen Begriff, welcher freilich unpassenderweise die Bezeichnung »Wurzelträger« führen würde, weil das erwähnte Gebilde bei *Nephrolepis* nicht die Wurzeln, sondern die Achsen trägt.*) Es wird daher angezeigt sein, für diesen Begriff bei der Gattung *Nephrolepis* sich der Bezeichnung »Achsenträger« zu bedienen.

Die Rhizome von *Nephrolepis* verzweigen sich reichlich, aber in dieser Verzweigung kann man kein System entdecken, weder was den Ort, noch auch was die Zeit anbelangt. Die Seitenzweige entstehen exogen, wo und wann immer, häufig einige nebeneinander, manchmal wieder ganz neue und junge Zweige an dem alten Rhizomteil unter alten, schon entwickelten Zweigen. Es hat den Anschein, dass jedes Bruchstück die Fähigkeit besitzt zu einem Seitenzweige aufzuwachsen, welcher sich eventuell in eine beblätterte Achse zu verwandeln vermag und dass auf diese vegetative Weise die Vermehrung am Standorte hauptsächlich erfolgt. Insbesondere die Knollen der *N. tuberosa* enthalten reichliche Reservestoffe und dienen wie die Knollen der Phanerogamen zur vegetativen Vermehrung. Wenn sie in ein geeignetes Substrat geraten, so sprossen sie aus der Scheitelknospe in einen neuen beblätterten Stamm.

*) Siehe in dieser Beziehung auch die Arbeiten Lachmanns und Tréculs.

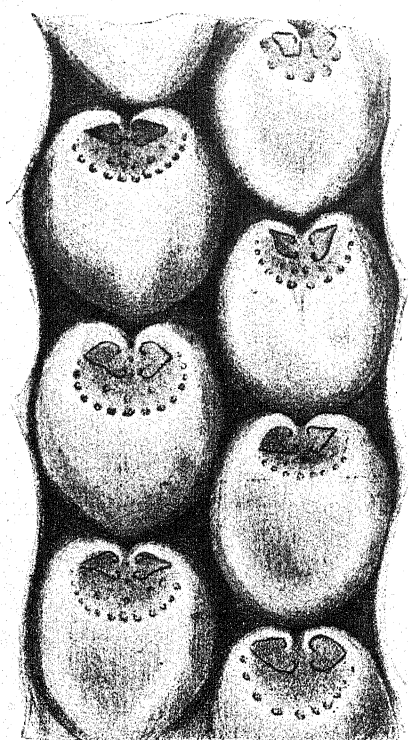


Fig. 158. *Oncopteris Nettvalli* Dorm. Eine Stammpartie mit mächtigen Blattpolstern und Blattnarben; böhmischer Cenoman. (Nach Velen.)

Die junge Keimpflanze von *N. tuberosa* besitzt ein normales, ziemlich dicht mit Blättern bedecktes Rhizom, aus welchem erst im fortgeschrittenen Alter die dünnen blattlosen Ausläufer sprossen.

Die aufrechten, oberirdischen Achsen der Farne haben fast durchweg die Gestalt von einfachen, walzenförmigen Stämmen mit dicht angeordneten Blättern, welche eine terminale, mächtige Krone bilden. Der Stamm wird von eingeschlossenen Gefässbündeln durchlaufen, welche von Streifen eines festen, sklerenchymatischen Gewebes begleitet sind, das im Durchschnitt sich als freie oder eingeschlossene Bänder darstellt. Dieses Gewebe dient zur Erzielung der Festigkeit des Stammes. Die Blattstiele an den älteren Stammteilen fallen unter Hinterlassung von für die Farnart sehr charakteristischen Narben mit den Umrissen der Gefässbündel ab. Es ist wahrscheinlich, dass viele palaeo- und

mesozoischen baumartigen Farne sehr stark entwickelte Blattpolster hatten, wovon z. B. der in meinem Werke über die böhmischen Kreidefarne abgebildete Stamm (Fig. 158) von *Oncopteris Nettvalli* Dorm. Zeugnis ablegt.

Die Blätter sind am Stamme durchweg spiralig angeordnet. Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet in dieser Beziehung die palaeozoische Gattung *Megaphyllum*, an deren senkrechten Stämmen riesige Blätter in zwei gegenständigen Reihen gestellt waren. Dieser Typus ist nun völlig ausgestorben.

Zwischen den Blättern wachsen an der Achse (dem Stamme) zahlreiche Adventivwurzeln (Luftwurzeln), welche den Stamm dicht umgeben, indem sie im Vereine mit einer Menge von Spreuschuppen eine ausgiebige, die Feuchtigkeit stets erhaltende, mächtige (bis 10 cm starke) Decke bilden (*Alsophila*, *Dicksonia* u. a.). Gewöhnlich sind solche Luftwurzeln mit langen, braunen Wurzelhaaren bewachsen, welche die Wurzeln wie ein Filz umhüllen (*Asplenium Nidus avis*, *Blechnum brasiliense*).

Eine eigentümliche Form haben die Stämme der Gattungen *Marattia* u. *Angiopteris*. Sie sind kugelig, innerlich fleischig und im Alter mit grossen,

dünnen Nebenblättern bedeckt (Taf. I.). Die exotische *Oleandra neriiformis* bildet aufrechte, mehrfach verzweigte, dünne Stengel, welche verzweigten Sträuchern ähnlich sind. An den Zweigen sitzen in entfernten Quirlen einfache Blätter. Die Achsen und Blätter dieses eigenartigen Typus sollten in morphologischer Beziehung noch aufmerksam untersucht werden. Die Zweige sind von steifen, grannentragenden, braunen Spreuschuppen dicht bedeckt.

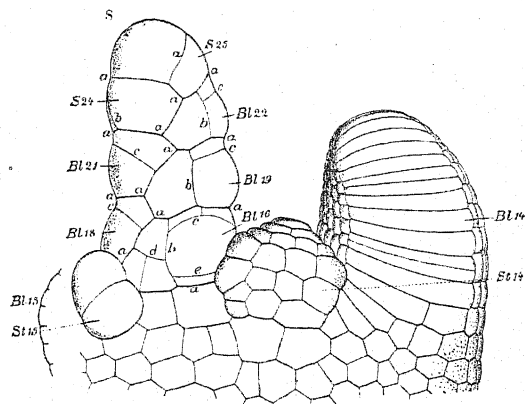


Fig. 159. *Ceratopteris thalictroides*. Stammscheitel mit der Scheitelzelle S, welche die ersten Segmente S abschneidet, Bl die Blatthöcker, St Spreuschuppen. (Nach Kny.)

Alle Rhizome und Stämme der Farne wachsen mit einer einzigen, meistens dreikantigen Scheitelzelle, welche den ersten grundlegenden Blattsegmenten die Entstehung verleiht. Die Segmentationstätigkeit dieser Zelle ist aber sehr langsam, denn im Verlaufe eines Jahres teilt sie nur einige Segmente ab (etwa so viele, als jährlich Blätter an der Achse des Farns erscheinen). Der Vegetationsgipfel an der Achse mit der Scheitelzelle ist wohl kaum wo besonders hervortretend, bloß bei *Ceratopteris* zeigt er sich als dünner, cylindrischer Auswuchs, an welchem die ersten Zellsegmente schön zu sehen sind (Fig. 159).

Die horizontal auf dem Wasser schwimmenden Stengel der Gattungen *Azolla* und *Salvinia* sind fadenförmig und der Länge nach dorsiventral beblättert; bei der erstgenannten stehen die Blätter dicht in zwei abwechselnden Reihen, bei der zweiten in entfernten, dreizähligen Quirlen.

Die Rhizome der Gattungen *Salvinia* und *Marsilia* sind sich sehr ähnlich, lang kriechend, dünn, in zwei Reihen entfernt abwechselnd beblättert, wurzelnd und verzweigt (die Wurzeln stets unter den Blättern). Die Rhizomäste der australischen Art *Marsilia hirsuta* R. Br. verdicken sich zu kugeligen oder birnförmigen Knollen, welche einen Durchmesser von bis 15 mm erreichen. Mittelst dieser Knollen ruht die Pflanze zur Trockenzeit im trockenen Schlamm aus.

Die Achsen der lebenden *Lycopodineen* sind im Ganzen gleichgestaltet. Eine abweichende Gestaltung besitzt bloß die Achse der Gattung *Phylloglossum*, welche zu einer, einige grundständige, lineale Blätter tragenden Rosette stark verkürzt ist. Wir haben schon oben bemerkt, dass sich nach Bower stets jährlich eine Wurzelknolle entwickelt, mittelst welcher die Pflanze zur Trockenzeit (in Australien) im Substrat ausdauert,

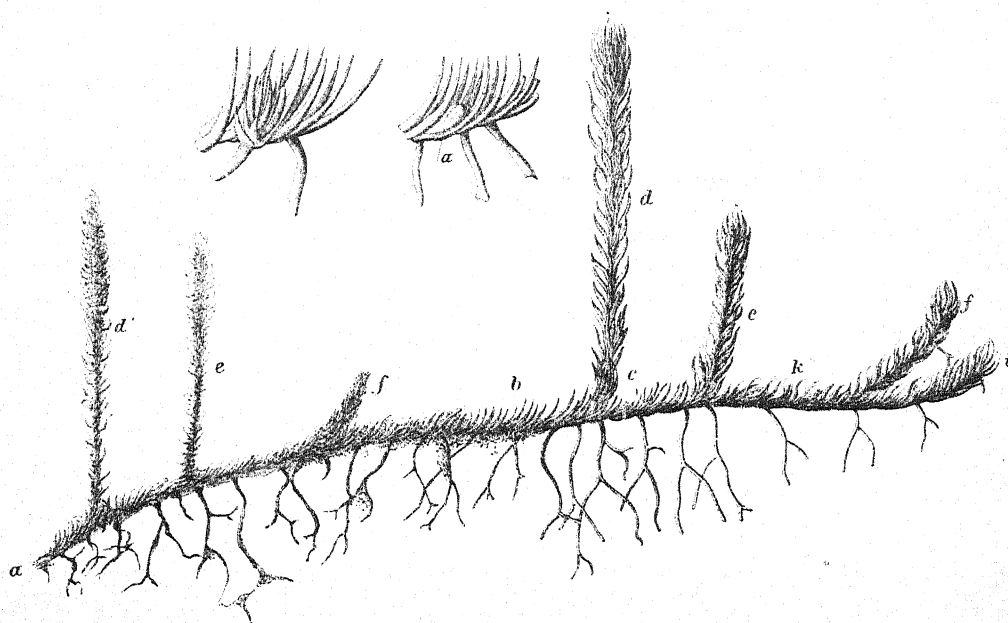


Fig. 160. *Lycopodium inundatum*, d, e zwei Blütenähren, die Gabel c, d beendet den Zweig b, die Gabel e, k beendet den Zweig c, die Gabel f, i beendet den Zweig k, die Zweige f, i verbleiben mit ihren Stammspitzen für das nächste Jahr, alles Übrige stirbt aber ab. Oben zwei Adventivknospen. (Original.)

während die übrigen Teile der Pflanze zu Grunde gehen. Beim Eintritte der Regenzeit wächst aus der Knolle eine neue Pflanze. Wir haben da also ein ähnliches periodisches Leben, wie bei der Gattung *Orchis*. Die an dem Reserveknöllchen entstehende Knospe ist allerdings kein Achselprodukt.

Übrigens haben die Gattungen *Lycopodium*, *Tmesipteris* und *Psilotum* die oberirdischen Stengel verschiedenartig dichotomisch verzweigt, überall gleich dick und gleich dicht beblättert, kriechend, aufrecht, hängend, klimmend oder schlingend. Die Wurzeln bilden sich endogen an den Stengeln in der Regel unter dem Winkel der Gabelzweige, erst später an den niedeliegenden Achsen auch anderwärts an der Unterseite der Äste (*Lycopodium clavatum*). Die unterirdischen Rhizome (wo sie vorkommen) sind kriechend und mit kleinen Blattschuppen besetzt. Eigentümliche Wurzelstöcke besitzt die Gattung *Psilotum*. Sie sind fleischig, eine Fülle von Reservestoffen enthaltend, dichotomisch verzweigt und vollständig wurzellos, so dass sie selbst die Wurzel nachahmen, deren Funktion sie auch mittelst zahlreicher Wurzelhaare an der Oberfläche verrichten, indem sie auffallend an ähnliche Rhizome der Gattung *Coralliorhiza* erinnern. An ihrer Oberfläche kann man ungemein kleine, verkümmerte Schüppchen (Blättchen) bemerken, welche grösser werden, wenn die Rhizomzweige

näher zur Erdoberfläche gelangen. *Psilotum* ist demnach eine wurzellose Pflanze.

Auch die Gattung *Selaginella* hat dünne, gabelig vielästige, oberirdische Achsen und manchmal überdies oberirdische oder wenigstens grundständige schuppige Rhizome. Die Achsen sind gleichmässig der Länge nach beblättert, entweder (wie bei *Lycopodium*) radiär oder dorsiventral. Selten sind sie wurzellos; gewöhnlich tragen sie dort, wo sie sich verzweigen, sogenannte »Wurzelträger«, über welche wir weiter unten noch mehr sprechen wollen. Nur *Sel. selaginoides* hat keine Stengelwurzelträger, sondern ist mittelst eines dünnen, glatten, hypokotylen Teiles in der Erde befestigt, wo sie zahlreiche Wurzeln treibt.

Alle Arten der genannten Gattungen vom Typus der *Lycopodineen* sind ausdauernde Pflanzen. Ein periodisches Leben führt blos die Gattung *Phylloglossum*, wie schon dargelegt worden ist, dann *Lycopodium inundatum* (von dem in der Literatur irrtümlich gesagt wird, dass es einjährig sei).

Der Stengel von *Lycopodium inundatum* ist sehr einfach und regelmässig zusammengesetzt und streng dichotomisch verzweigt. Unrichtig ist also die Behauptung der Literatur, dass er sich monopodial verzweigt; im Gegenteil ist hier eine im höchsten Grade typische Dichotomie vorhanden. Die heurige grüne Pflanze ist niederliegend (Fig. 160) und besteht aus einem aufrechten, die Blütenähre tragenden (d), dann noch einem, ähnlichen (e) Zweige. Dieser Zweig ist das Ende einer dichotomischen Gabel (c), deren eine Zinke der fertile Zweig (e) und deren andere Zinke der sterile und weiter wachsende Zweig (k) darstellt. Ebenso ist das Glied (c) eine Zinke der Gabel (b) und die Zinke (d) die andere. Der Zweig (k) teilt sich abermals dichotomisch in Gabeln (f, i). Die letzten Gipfel dieser Gabeln umhüllen sich beim Eintritte des Winters mit zahlreichen, grossen Blättern und wenn dann über den Winter die ganze Pflanze abstirbt, bleiben sie allein als Innovationsknospen für den nächsten Sommer übrig. So entstehen im Sommer aus diesen Knospen immer zwei neue Pflanzen. Sie wachsen und verzweigen sich wiederum regelmässig in der eben erwähnten Weise. Interessant ist hiebei, dass die Gabeln *d, c, e, k* sich senkrecht zum Substrat, die Gabeln *f, i* dagegen horizontal zu demselben verzweigen.*)

Der Achsenscheitel der Gattung *Lycopodium* wächst durchweg vermittelt einer ganzen Gruppe von Zellen und ist auch breit stumpf abgerundet, so dass es vergeblich wäre, in der grossen Menge gleicher Scheitelzellen diejenige zu suchen, welche die terminale sein sollte. Bei den *Lycopodien* ist es daher über allen Zweifel gewiss, dass die früher allgemein angenommene Ansicht, als ob alle Gefässkryptogamen mittelst einer einzigen Terminalzelle wachsen würden, unrichtig ist. Auch *Isoëtes* wächst nicht mittelst einer einzigen Terminalzelle, sondern mittelst einer Gruppe von Zellen.

*) Diese interessanten Verhältnisse habe ich in meiner, im J. 1892 publizierten Arbeit auseinandergesetzt; diese Sache jedoch (sowie überhaupt meine ganze, eben erwähnte Arbeit) wurde von Pritzel (in Engl. Familien 1900) ganz und gar unbeachtet gelassen.

In der Gattung *Selaginella* kommen nach der Beobachtung verschiedener Autoren beide Arten des Terminalwachstums vor: bei Arten, welche einen scharf zugespitzten Scheitel haben, ist eine einzige Scheitelzelle vorhanden, bei Arten jedoch, wo der Scheitel abgerundet ist, gibt es der Terminalzellen mehrere. Zu den ersteren gehören z. B.: *S. serpens*, *S. Martensii*, *S. hortensis*, *S. viticulosa*; zu den letzteren: *S. arborescens*, *S. Wallichii*, *S. Lyallii*. Bezüglich einiger Arten wie: *S. selaginoides* sind die Ansichten der Autoren (Hegelmaier, Bruchmann) nicht geeinigt. Naegeli hat gar sichergestellt, dass bei einer und derselben Art (*S. ciliata*) der Scheitel bald vermittelt einer Zelle, bald mittelst mehrerer Zellen wächst.

Dieses Thema hat zu vielen Arbeiten Anlass gegeben (siehe z. B. die Arbeit H. Dinglers: Über das Scheitelwachstum des Gymnospermenstammes, München 1882) und man kann sagen, dass es hier so viele verschiedenen Ansichten, als Arbeiter gibt. Von unserem vergleichenden morphologischen Standpunkte ist es eigentlich ganz gleich, ob die Achse am Scheitel mittelst einer oder mehrerer Zellen wächst. Wir glauben auch, dass die botanische Wissenschaft in keiner Beziehung aus dieser Erkenntnis etwas erhebliches zu schöpfen imstande wäre. Wir sind ferner der Ansicht, dass auch unter den Farnen Fälle zum Vorschein gelangen werden, wo der Scheitel mittelst mehrerer Terminalzellen wächst. Für die *Marattiaceen* und *Ophioglossaceen* wenigstens hat es Russov schon bewiesen. Auch Schwendener hat es für die Wurzeln der *Marattiaceen* bestätigt.

Naegeli beging einen Fehler, wenn er angenommen hat, dass die Unterscheidung des Terminalwachstums mittels einer oder mehrerer Zellen für die Beurteilung der Verzweigungsart der Gefässkryptogamen von Belang sei. Er behauptet nämlich, dass eine wahre Dichotomie nur dort erfolgt, wo sich eine einzige Terminalzelle vorfindet, welche sich deutlich in zwei Hälften als Scheitel neuer Gabeln teilt. In allen übrigen Fällen soll angeblich die Verzweigung eine monopodiale sein. Dies ist aber eine schon aus dem Grunde verfehlte Ansicht, weil es sich in vielen Fällen überhaupt gar nicht einmal konstatieren lässt, ob das Scheitelwachstum durch eine oder mehrere Zellen erfolgt. Überdies ist jede Beurteilung der Verzweigung des Achsenscheitels auf Grundlage der Tätigkeit der Terminalzellen für die Morphologie ganz wertlos. Kein Anatom kann genau nachweisen, ob sich der Wachstumsscheitel in zwei gleiche Zellgruppen geteilt hat und ob beide Gruppen (später als Höcker) gleich hoch stehen. Dem Einen scheint es, dass der abgeteilte Höcker etwas tiefer, dem Anderen, dass er höher steht; dem Einen kommt er mit dem ersten gleich, dem Anderen kleiner als der erste vor. Vergleichen wir in dieser Beziehung nur die Angaben in den Arbeiten Naegelis, Pfeffers, Strasburgers, Bruchmanns, Treubs u. a.

Die Beurteilung der Verzweigungsart der Achsenscheitel kann nur an bereits erwachsenen Stadien und auf vergleichender Grundlage geschehen, was im Nachfolgenden noch eingehend nachgewiesen werden wird. Im

voraus aber mag gleich bemerkt werden, dass wir bei unseren Abschätzungen in dieser Beziehung anatomische und entwicklungsgeschichtliche Befunde ganz beiseite lassen, weil dieselben nicht massgebend sind.

Der Stamm der Gattung *Isoëtes* ist kurz (Fig. 145), einem angeschwollenen Knollen ähnlich, dicht mit Blättern besetzt. Durch zwei der Länge nach verlaufende Einschnitte ist er in zwei Lappen geteilt; aus den Einschnitten kommen die Wurzeln hervor.*) Der Stammscheitel ist flach, breit und der Stamm selbst infolge der fortwährenden Verdickung und unbedeutenden Verlängerung im Alter schüsselförmig eingedrückt und von jungen Blättern überwölbt. Der Stamm besitzt einen Ring von Meristem (eine Art von Cambium), wodurch der innere Gefässbündelteil des Stammes und äusserlich die Rindenschicht nachwächst. In demselben Verhältnisse fällt und fault dann die alte Rinde ab. Ganz analoge anatomische aber noch vollkommeneren Verhältnisse zeigen die holzigen Stämme der Gattung *Sigillaria*. Der Stamm von *Isoëtes* verzweigt sich nur sehr selten und zwar streng dichotomisch — also wieder wie bei den *Sigillarien*.

Die Achsen der Gattung *Equisetum* (Fig. 161) sind alle gleichgebaut. Sie sind aufrecht, walzenförmig, in regelmässigen Abständen gegliedert, im Inneren mit einer centralen Höhlung versehen, in den Knoten aber durch massive Querwände (Diaphragma) gegliedert. Ausser der Centralhöhlung läuft zwischen den Gefässbündeln noch ein Ring von Seitenkanälchen hindurch, ja unter dem Gefässbündel selbst befindet sich noch ein kleinerer Kanal. Auf den Knoten sitzt die gezähnte Blattscheide und eventuell ein Quirl von Seitenzweigen. Die Glieder sind der Länge nach gerippt und gefurcht. Die oberirdischen Stengel sind entweder einfach und mit einer Blütenähre beendet (*E. arvense*, *E. hiemale*), oder quirlig verzweigt (*E. palustre* u. a.). Bei einigen Arten sind die Achsen der zeitlich im Frühjahr blühenden Stengel nicht grün, ohne Spaltöffnungen, nach

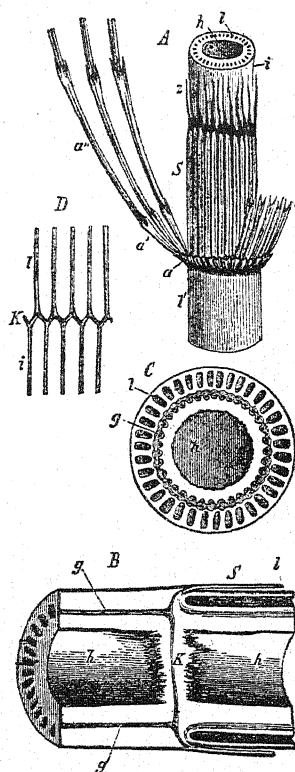


Fig. 161. *Equisetum maximum*. A) Stück eines aufrechten Stammes, i) Internodien, h) Centralhöhle, l) Vallecularhöhlen, d) Blattscheide, z) deren Zipfel, a) die Zweigglieder; B) Längsschnitt eines Rhizoms, k) Diaphragma, g) Leitbündel; C) Querschnitt ein. Rhizoms; D) Verbindung der Leitbündel. (Nach Sachs.)

*) Es ist nicht unmöglich, dass diese zwei (manchmal drei) Einschnitte den Längsfurchen am Stamm der Sigillarien, welche der Gattung *Isoëtes* so verwandt sind, entsprechen.

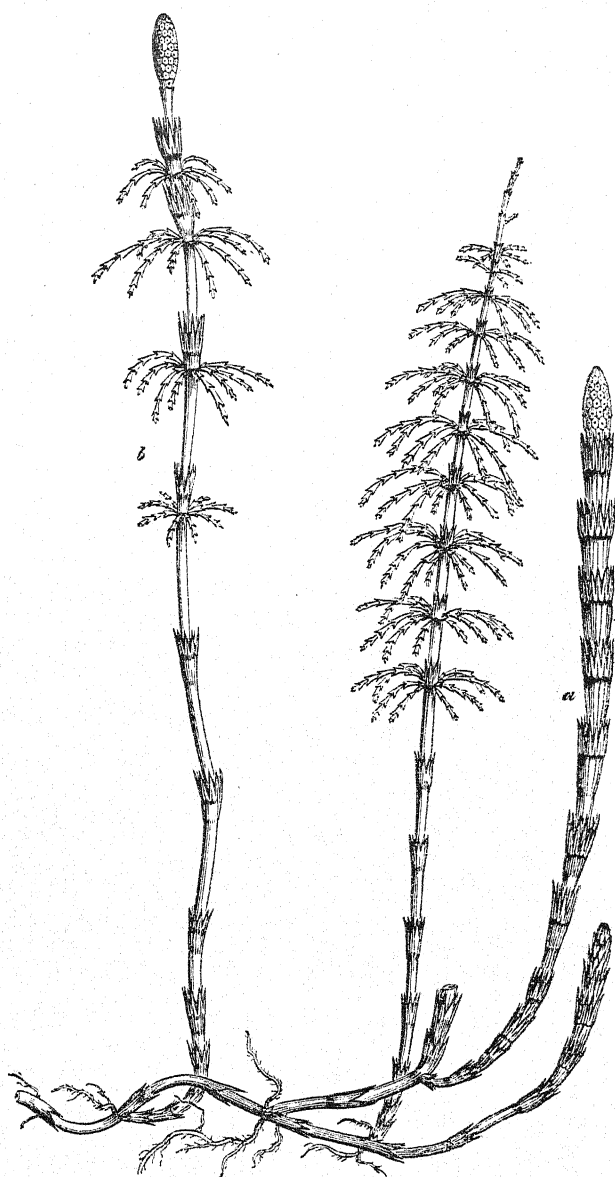


Fig. 162. *Equisetum silvaticum*, a, b) fertile Frühlingsachsen. (Nach Maout.)

der Verstäubung bald zugrunde gehend. Diese Stengel sind an den unterirdischen Wurzelstöcken schon im Herbst angelegt und treten an die Erdoberfläche durch das Interkalarwachstum der Glieder (*Equisetum arvense*, *E. maximum*, *E. pratense*) empor. Erst im Sommer treiben sie aus den Wurzelstöcken oberirdische, verzweigte und vollkommen grüne, assimilierende Achsen (mit Spaltöffnungen). *E. silvaticum* (Fig. 162) blüht zwar

wie die eben Genannten, aber nach dem Abblühen vertrocknet nur das Endglied mit der Blüte, während der übrige Stengel sich in grüne Zweige zu teilen beginnt. Ausserdem aber treibt *E. silvaticum* auch noch aus dem Wurzelstocke grüne, sterile, verzweigte Sommerachsen.

E. palustre, *E. limosum* u. a. treiben im Sommer grüne, verzweigte und blühende Achsen (nur von einer Art). Diese Stengel sterben im Herbst ab, während sie bei *E. hiemale*, *variegatum* und *trachyodon* steif, fest und grün bleiben, auch den Winter über.

Alle Schachtelhalme sind ausdauernd und manche von ihnen haben einen stattlichen Wuchs. So erreicht *E. xylochaeton* (in Peru und Chili)

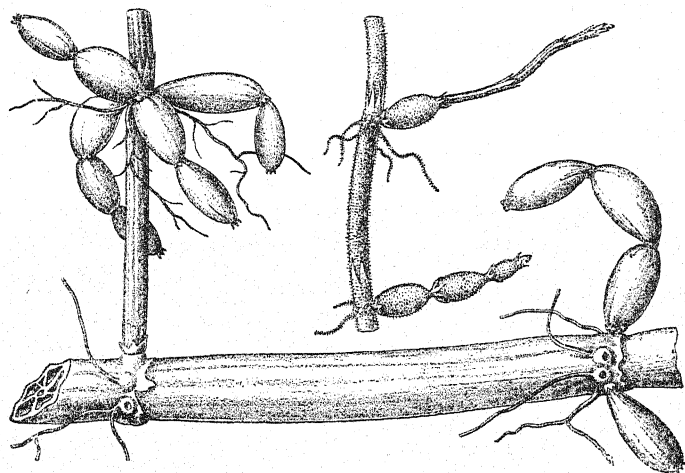


Fig. 163. Knollig verdickte Glieder an unterirdischen Sprossen von *Equisetum maximum* (oben) und *E. palustre* (unten). (Nach Duval-Jouve.)

die Höhe von bis 7 m und erinnert dadurch an die riesigen Arten aus der geologischen Zeit (*E. arenarium*, *E. Mougeottii*, *E. Phillipsii* im Lias, Keuper und in der Kreide). *E. giganteum* aus Westindien ist klimmend, bis 12 m lang. Die unterirdischen Wurzelstöcke vieler Schachtelhalme kriechen in der Tiefe von 1—2 m und bis auf weite Entfernungen, so dass sie auf Feldern zu einem unausrottbaren Unkraut werden (*E. arvense*). Deshalb wachsen sie auch immer gesellig, oft in ungeheurer Menge und eigene Formationen bildend (*E. limosum* in Teichen). Die unterirdischen Wurzelstöcke treiben nicht vollständige Zweigquirle, sondern nur 1-2 Seitenzweige. Bei den Arten *E. arvense*, *E. maximum* und *E. palustre* verdicken sich die Glieder der Wurzelstöcke zu kugeligen Knollen (Fig. 163), welche reichlich mit Reservestoffen angefüllt sind. Dieselben können auch in kugelige Glieder gebrochen lange ausruhen und dann wiederum in neue lange Wurzelstöcke auswachsen, wodurch ihre vegetative Vermehrung ausgiebig gefördert wird.

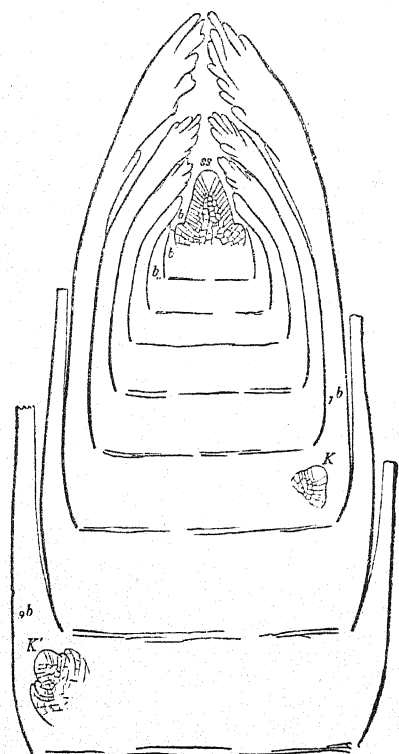


Fig. 164. *Equisetum arvense*. Längsschnitt durch einen jungen Spross, ss) Scheitelzelle, b) Blätter, K) Seitenknospe. (Nach Sachs.)

Die Wurzelstöcke tragen nur kurze und verkümmerte Blattschuppen und sind durchweg solid, ohne Höhlungen und Kanäle.

Der Stengel der Schachtelhalme wächst am Scheitel durch eine dreiseitige Zelle und der Scheitel selbst ist scharf zugespitzt (Fig. 164), von den Scheiden der jungen Glieder unter dem Scheitel dicht bedeckt und so geschützt.

e) Die Verzweigung der Achsen bei den Gefäßkryptogamen.

Mit diesem Kapitel treten wir an einen der wichtigsten Punkte der Morphologie der Gefäßkryptogamen heran. Es ist verwunderlich, dass gerade dieser Gegenstand sowohl in den Monographien, als auch in den botanischen Encyklopaedien bisher so vernachlässigt worden ist, obgleich man bei auch nur oberflächlichem Einblick in die Literatur sich bald überzeugen kann, dass nirgendwo so viel sich

widersprechender Arbeiten geleistet worden ist, als wie hier. Die hervorragendsten Autoren erforschten die Stellung und Entwicklung der Zweige bei den Süßwasser- und Meeresalgen mit staunenswerter Ausdauer bis in die kleinsten Details und leiteten daraus förmlich philosophische Schlüsse bezüglich der Phylogenese der Pflanzen ab, aber über die Verzweigung, die Stellung der Blätter und Zweige an der Achse und die Orientierung beider zu einander bei den Gefäßkryptogamen, welche einen Übergang zwischen dem Reiche der Kryptogamen und Phanerogamen bilden, hat sich niemand viel gekümmert. Soweit mir lebendes Pflanzenmaterial von heimischen und exotischen Gefäßkryptogamen zugänglich war, habe ich in dieser Beziehung schon im J. 1890, wo ich meine erste, dann im J. 1892, in welchem ich meine zweite Arbeit über diesen Gegenstand veröffentlicht habe,*) eifrige Beobachtungen angestellt.

*) Beide erwähnten Arbeiten sind leider in der Weltliteratur unbeachtet geblieben, ja selbst der heimische Botaniker Čelakovský hat sie in seiner Publikation »Gliederung der Kaulome«, in welcher er sich ganz auf die — durchweg falschen — Angaben der älteren Literatur gestützt hat, vollständig ignoriert.

Eine Reihe von Autoren hat sich bemüht, nachzuweisen, dass die Seitenzweige der Farne im Zusammenhange mit den Blättern stehen. Schon Karsten hat in seiner, im J. 1847 erschienenen Arbeit über die Palmen behauptet, dass die Seitenzweige der Farne bald an der Basis der Blattstiele (*Alsophila prunata*), bald in der Nähe der Blattstielinserktion sitzen. Döll (Flora Badens) meinte wieder, dass die Zweige der Lycopodien und Selaginellen neben den Blattbasen entstehen. Aber die konfusesten Ansichten über die Verzweigung der Farne hat in seiner Arbeit Mettenius geäußert. Er will gefunden haben, dass alle Nebenzweige der Farne eine gewisse Abhängigkeit von der Blattstellung aufweisen, dass diese Abhängigkeit aber keine Gesetzmässigkeit zeige, sondern sich je nach der Art mannigfaltig anders gestalte. Er behauptet z. B. gesehen zu haben, dass die Mehrzahl der Arten der Gattung *Trichomanes* wahre Achselknospen besitzt, wozu er aber sofort hinzufügt, dass bei einigen Arten diese Knospen aus der Achsel auf den Stengel hinaustreten.)* Bei einer ganzen Reihe von Arten erfolgt nach Mettenius ein seitliches Heraustreten der Knospen aus den Achseln (*Hymenophyllum*, *Trichomanes***)) und zwar derart, dass schliesslich bei einigen Arten eine Stellung derselben neben der Blattinsertion zum Vorschein gelangen soll. Unter der Blattbasis sollen bei *Alsophila aculeata* und *Cibotium Schidei* Knospenbildungen vorkommen. Mettenius behauptet weiter, dass auch auf dem Rücken der Blattbasis (bei *Alsophila prunata* und *Cibotium Schidei*) Knospen vorkommen. Ja auch zwei Knospen können angeblich zu einem Blatte gehören (*Polypodium grandiens*) und schliesslich (bei *Hypolepis amaurohachis*) sogar eine rechts und die andere links von der Blattinsertion.

Alle diese Angaben sind morphologisch unrichtig und können schon aus blosser vergleichender Erwägung a priori zurückgewiesen werden. Wir haben gesehen, dass schon bei den höher organisierten Algen (den Rhodophyceen und Melanophyceen), dann bei den Charophyten und Muscineen sich immer eine bestimmte Gesetzmässigkeit in der Verzweigung der Prothallien und in dem Verhältnisse der Blätter zu den Seitenzweigen stabilisiert. Diese Gesetzmässigkeit galt entweder für eine ganze Abteilung dieser Pflanzen, oder wenigstens für gewisse Familien oder Gattungen. Ebenso wie sich in anderen Punkten eine Stabilisierung der morphologischen Merkmale bei den höher organisierten Pflanzentypen kennzeichnet, so müssen gewiss auch die Regeln der Verzweigung und Orientierung der Blätter zu den Haupt- und Nebenachsen bei so hoch organisierten Pflanzen, wie es die Gefässkryptogamen sind, festgelegt sein.***)

*) Hiedurch wird am besten bestätigt, dass diese Achselstellung nur scheinbar ist.

**) Es gäbe also in derselben Familie bis 3 Orientierungsarten der Blätter zu den Achsen!

***)) Es scheint, dass Mettenius überhaupt in der Morphologie wenig bewandert ist, denn er behauptet sogar, dass auch bei den Phanerogamen häufig Fälle vorkommen, wo die Achselknospen seitwärts von der Achsel sitzen (pag. 613). Belege hiezu führt er allerdings nicht an.

Im Folgenden werden wir aber aus Fakten nachweisen, dass Alles, was Mettenius behauptet hat, irrtümlich ist.

An die Ansichten des genannten Botanikers hat sich auch Prantl in seinen zwei Arbeiten gehalten. Prantl behauptet ferner unter anderem, dass z. B. *Cystopteris montana* zwei Blattknospen habe, von denen die eine immer an der anodischen und die andere an der katodischen Seite zum Vorscheine gelange.

Es scheint, dass Sadebeck nicht gewusst hat, was Richtiges er sich aus dieser literarischen Verwirrung auswählen solle, bemerkt aber dennoch (pag. 44), dass sich die Blätter und Seitenzweige der Farne von einander unabhängig an der Hauptachse entwickeln.

Luerssen, welcher sich so viel mit den Farnen beschäftigt hat, citiert blos andere Autoren, insbesondere Prantl; er selbst hat zur Lehre nichts beigetragen.

Bitter, so wie die Mehrzahl der Autoren in Englers Familien hat sich um dieses Thema gar nicht gekümmert; er citiert blos die Angaben anderer Botaniker*). Ihm zufolge hat Poirault bei *Ophioglossum vulgatum* Dichotomie und Milde in seltenen Fällen gabelig geteilte Wurzelstöcke bei der Gattung *Botrychium* gefunden.

Geradeso verworren sind die Angaben über die Verzweigung der Achsen bei den *Lycopodineen*. Wir haben schon oben erwähnt, dass die Autoren schon darin zu keiner Übereinstimmung gelangen können, wie der Vegetationsscheitel der Achse arbeitet; es ist daher nicht zu verwundern, wenn auch ihre Ansichten über die Art und Weise der Verzweigung sehr auseinandergehen.

Die Gattung *Lycopodium* verzweigt sich nach Pritzel verschieden, monopodial und dichotomisch, die Zweige sind aber nicht zu den Blättern orientiert. Die Vermehrungsknospen von *L. inundatum* nennt er pseudo-adventiv. In dieselbe Kategorie versetzt er die Vermehrungsknospen des *L. Selago*. Um die Verzweigungsart der Gattungen *Tmesipteris* und *Psilotum* kümmert er sich gar nicht.

Die Gattung *Selaginella* verzweigt sich nach Pfeffers Ansicht zufolge entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Umstände dichotomisch. Dem widersprechen aber die anatomischen Befunde Treubs, welcher blos eine monopodiale Verzweigung anerkennt.

Es gibt jedoch auch Studien von Autoren aus älterer und neuerer Zeit, welche ihre Ansichten über die Verzweigung der Gefässkryptogamen in anderer, geordneter und der Wahrheit näher kommenden Weise ausgesprochen haben. Diese Ansichten widerstreiten den allgemein giltigen morphologischen Gesetzen nicht und bringen in diese ganze Pflanzenabteilung Einheit.

*) Hiebei hat er meine Arbeit aus dem Jahre 1892, in welcher ihn gewiss wenigstens die Abbildung des verzweigten Rhizoms der Gattung *Botrychium* hätte interessieren können, gänzlich ignoriert.

Am bestimmtesten und richtigsten hat diesen Gegenstand schon Brongniart im Jahre 1837 in seiner Fossilen-Flora begriffen. Derselbe sagt, dass den Gefässkryptogamen die Achselknospen fehlen und dass die Achsen der Farne und Lycopodiaceen sich durchweg dichotomisch, dagegen die Equisetaceen mit Hilfe von immer zwischen zwei Blättern hervorkommenden Knospen verzweigen. Hofmeister in seinem Werke »Vergl. Untersuchungen über die höheren Kryptogamen« und in seiner Abhandlung über die Verzweigung der Farne (Abhandl. d. k. S. Gesellschaft der Wissenschaften V.) nimmt für die Farne, dann für *Lycopodium* und *Selaginella* bloß die dichotomische Verzweigung an, ja er sagt, dass bei *Selaginella* die vollkommenste und regelmässigste Dichotomie im Pflanzenreiche überhaupt vorkomme. Er macht auch schon von dem Unterblatt Erwähnung, welches unter der Gabel der Dichotomie steht. Er stellt in Abrede, dass die Seitenzweige der Farne in irgend einer Weise zu den Blättern orientiert seien, insbesondere, dass irgend welche Achselknospen existieren. In demselben Sinne hat sich auch der geniale Morpholog Stenzel ausgesprochen.

In neuerer Zeit nimmt auch Potonié die wahre Dichotomie als Grundlage der Verzweigung der Gefässkryptogamen an.

Nicht minder gelangte auch Bruchmann auf Grund der Teilung des Vegetationsgipfels zu der Überzeugung, dass bei den Selaginellen wahre Dichotomie vorkomme und dass auch dort, wo die schwächeren Zweige sich seitwärts stellen, nur ein scheinbares Monopodium vorhanden sei, welches eben durch ungleiches Wachstum der abwechselnden Gabeln entstanden ist.

Ebenso bemerkenswert ist die Auslegung Schimpers bezüglich der palaeozoischen Gattung *Ulodendron* (Lepidodendraceen), welche, in der unteren Partie mit zweireihigen Seitenzweigen, in der oberen mit zweireihigen Sporenähren versehene Stämme darstellt. Diesem zufolge sollte es ein Monopodium sein, Schimper bemerkt aber richtig, dass es sich um ein dichotomisches Sympodium handle. Mit Rücksicht auf diese richtige Auffassung der Verzweigung der fossilen Gattung *Ulodendron* nimmt sich die Erklärung Hegelmaiers der Verzweigungsart von *Lycopodium inundatum*, der zufolge dieselbe angeblich monopodial vor sich geht, ganz sonderbar aus.

Über die Verzweigung der Gattung *Equisetum* finden wir allerdings unter den Autoren keine streitigen Ansichten. Alle kommen darin überein, dass hier ein wahres, quirliges Monopodium vorhanden sei.

Wenn wir alle die angeführten Ansichten über die Verzweigung der Gefässkryptogamen untereinander vergleichen und wenn wir unsere eigenen Beobachtungen hinzufügen, so können wir hier folgende allgemein gültige morphologische Gesetze hervorheben:

1. Die Gefässkryptogamen verzweigen sich nach zwei Typen: a) durch wahre Dichotomie, b) durch ein quirliges Monopodium. Zum zweiten Typus gehören alle Equiseti-

neen (und vielleicht auch die Gattungen *Salvinia* und *Sphenophyllum*); zum ersteren alle übrigen Gefässkryptogamen.

2. Das quirlige Monopodium der Schachtelhalme ist nicht identisch mit dem Monopodium der Phanerogamen.

3. Die typische Dichotomie hat beide Zweige gleich; wenn sich jedoch ein Zweig schwächer entwickelt als der andere und wenn er seitwärts gedrückt wird, was regelmässig abwechselnd an den hintereinander folgenden Gabeln geschieht, so entsteht ein dichotomisches Sympodium oder Dichopodium*), welches eine scheinbare Ähnlichkeit mit einem Monopodium der Phanerogamen hat.**)

4. Zwischen den Gabeln der Dichotomie, senkrecht auf ihre Ebene, wachsen manchmal noch 2 neue, von den beiden vorangehenden unabhängige Gabeln, wodurch Tetrachotomie entsteht.

5. Die gesamte Verzweigung der Gefässkryptogamen erfolgt ohne Orientierung zu den Blättern; blos bei der Dichotomie geschieht es, dass das der Letzteren nächste Blatt so über die Dichotomie fällt, dass es deren Winkel halbiert (was besonders bei den zwei- und vierreihig gestellten Blättern stattfindet).

6. Die Zweige der Dichopodien stehen an der Achse in regelmässigen Entfernungen, gewöhnlich nach einer bestimmten Anzahl von Blättern. Von diesen müssen die stabilen Adventivknospen unterschieden werden, welche wann und wo immer an der Achse oder an der Basis der Blattstiele aufwachsen können und sowie sie auf der Blattspreite bei bestimmten Arten bestimmte Stellen einnehmen, kommen sie bei bestimmten Arten an bestimmten Stellen am Stamme vor.

Sehen wir nun zu, wie diese Gesetze sich bei den einzelnen Familien der Gefässkryptogamen bewähren.

Die Achsen der Farne zeigen hauptsächlich 2 Typen: entweder sind sie dicht beblättert und dann entweder überhaupt einfach oder wenig verzweigt, oder entfernt beblättert und dann regelmässig reichlich verzweigt. Zu den ersteren gehören die säulenförmigen Stämme der Baumfarne, welche durchweg einfach bleiben; nur gewissermassen abnorm oder ausnahmsweise sind dieselben äusserst selten dichotomisch geteilt***). Auch die Wurzelstöcke

*) Pax (l. c.) bezeichnet mit diesem Worte jede Dichotomie überhaupt, wir verstehen aber unter einem Dichopodium nur eine Form der echten Dichotomie. Die Bezeichnung »Dichopodium« in diesem Sinne gegenüber dem »Monopodium« ist gewiss trefflich.

**) Das quirlige sowie jedes andere Monopodium der Phanerogamen besitzt unter dem Seitenzweige ein Stützblatt.

***) Siehe z. B. die Bemerkung in Penzigs Teratologie bezüglich der verzweigten *Alsophila* (S. 519. II.).

von *Aspidium Filix mas*, *Athyrium Filix femina* u. a. gehören hieher und bleiben gewöhnlich einfach. Bei dem ersteren bilden sich aber häufig an der Basis der Blattstiele Adventivknospen, durch welche sich sodann der Wurzelstock verzweigt. Auch an den Stämmen der baumartigen Farne entstehen manchmal an der Blattstielbasis Adventivknospen (zuweilen sogar auch an den Blattnarben). Die Wurzelstöcke der gemeinen *Struthiopteris germanica* sind ebenfalls einfach und dicht mit Blättern besetzt. Die Basen der abgefallenen Blätter dauern lange aus, so dass das Ganze zur Winterszeit einem schuppigen Zapfen ähnlich ist.

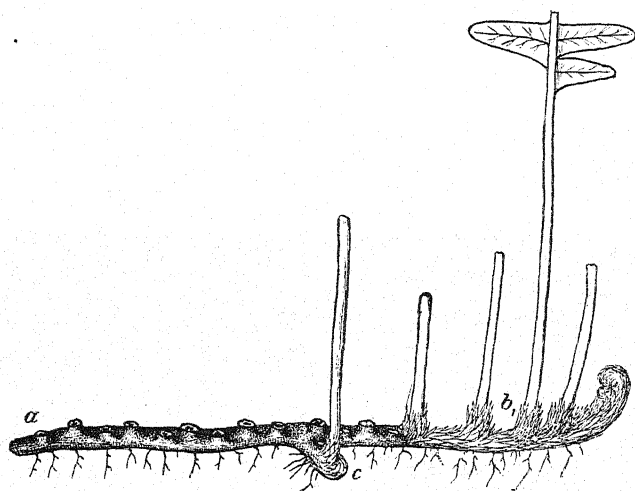


Fig. 165. *Polypodium vulgare*. Ein dorsiventrales Rhizom mit zweireihig gestellten Blättern, a) die Blattnarben der vorjährigen Partie, b) Blätter dieses Jahres, c) ein Seitenzweig. (Original.)

Wo immer (!) zwischen den Blättern wachsen abermals stabile Adventivknospen, welche sich zu langen Ausläufern verlängern. In der Literatur wird angeführt, dass sie an der Basis der Blattstiele entstehen, wovon ich mich nicht überzeugen konnte. Die ganze Rhizomachse ist eigentlich von den herablaufenden Spuren der Blattstiele bedeckt, so dass sie allerdings, sie mögen wo immer entstehen, stets zu einer Basis in Bezug gesetzt werden können.

Wir haben diese Knospen stabile Adventivknospen genannt. Diese Bezeichnung hat zuerst Strasburger*) eingeführt und das wirklich mit vollem Rechte. Sowie an den Blättern vieler Farne an bestimmten Stellen regelmässig Adventivknospen sich zeigen, so geschieht es auch am

*) Strasburger (in seiner Monographie von *Azolla*) hat so freilich auch alle Seitenknospen benannt, ohne Adventiv- und normale (Scheitel-) knospen zu unterscheiden.

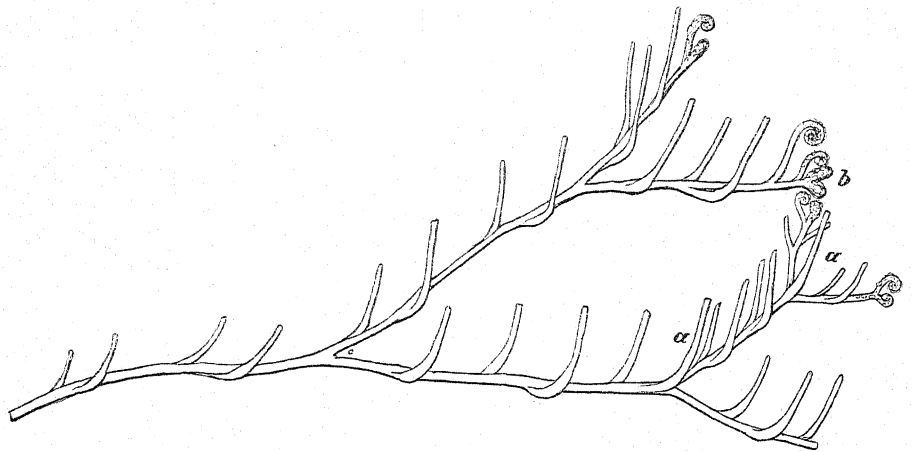


Fig. 166. *Polypodium Dryopteris*. Dichotomisch verzweigtes Rhizom, a) Angularblätter, b) eine junge Dichotomie, c) eine Leiste in der Dichotomie. (Original.)

Stamme, oder an den Polstern oder an den Basen der Blattstiele. Infolge dessen sitzen sie bei einigen Arten immer an der Basis der Blattstiele, bei anderen unter dessen Basis, bei noch anderen an einer oder an beiden Seiten der Insertion. Durch diese Knospen verzweigt sich auch stets die betreffende Farnart. Diese Knospen müssen allerdings gut von jenen unterschieden werden, welche am Achsenscheitel angelegt sind, von welcher Letzteren sie schon dadurch verschieden sind, dass sie sich häufig erst im späteren Alter oder unregelmässig (z. B. nur an einigen Blattstielbasen) entwickeln. Diese stabilen Adventivknospen hat Mettenius offenbar mit der normalen Verzweigung der Farnachsen verwechselt. Ähnlich hat auch Prantl (Morphologie der Gefässkryptogamen) zu beweisen sich bemüht, dass nur durch diese Knospen die scheinbare Dichotomie der Farne erfolge.

Die Wurzelstöcke mit entfernten Blättern sind in der Regel stark gestreckt, häufig weit kriechend und mehr oder weniger dorsiventral. Eine vollkommene Dorsiventralität zeigt sich darin, dass die Blätter in 1—2 Reihen blos an der Oberseite des Wurzelstocks gestellt sind (*Polypodium vulgare* Fig. 165). *Polypodium Phegopteris*, *P. Dryopteris* u. a. sind nur schwach dorsiventral, denn die Wurzeln kommen zwar an der Unterseite des Rhizoms zum Vorschein, aber die Blätter sind radiär herum angeordnet, wobei die auf die Unterseite fallende Blatinserktion eine schiefe Verschiebung zeigt. Die Verzweigung erfolgt entweder scheinbar monopodial (*Polypodium Phegopteris*, *P. Dryopteris*, *Davallia*, *Pteris aquilina* u. a.) oder durch typische Dichotomie. Als Beispiel der erstgenannten Verzweigungsart kann uns *Polypodium Dryopteris* (Fig. 166) dienen, wo das dünne, weithin kriechende Rhizom fast regelmässig hinter dem vierten oder fünften Blatte sich derart verzweigt, dass ein Zweig mehr in der Richtung der alten Achse fortsetzt,

während der andere kürzer und einigermaßen seitwärts geschoben ist. In einem solchen Falle kann nirgendswo eine Orientation der beiden Zweige zu dem nächsten Blatte sichergestellt werden. Und diese Verzweigungsart besitzt eine grosse Anzahl von Farnen mit langgegliederten, kriechenden Rhizomen.

Dass diese Verzweigung blos eine Modifikation der typischen Dichotomie ist, ersehen wir schon daraus, dass beide Zweige gleich stark sind und dass der untere doch immer um einen Winkel von der Richtung der alten Gabel abweicht. Einen glänzenden Beleg zu dieser Auslegung bilden vereinzelte Fälle eben bei *P. Dryopteris*, wo beide Zweige in gleiche Länge emporwachsen und in gleichem Winkel von der alten Gabel sich wegneigen, so dass in einem solchen Falle eine typische Dichotomie (!) entsteht. Und in diesem Falle steht stets (!) das der Dichotomie zunächst befindliche Blatt ober oder unter der Gabel der Dichotomie, deren Winkel es halbiert! Diese Übergänge belehren uns am besten, in welcher Weise auf die scheinbar monopodiale Verzweigung der Farne gesehen werden muss.

Nicht nur bei den Farnen, sondern auch überall dort, wo die Blätter nicht dicht hintereinander mit kleinen Divergenzen (wie bei vielen Bärlappen) stehen, finden wir konsequent, dass in Fällen der typischen (häufig auch der scheinbar monopodialen) Dichotomie das derselben am nächsten befindliche Blatt sich ober oder unter die Dichotomie stellt und ihren Winkel halbiert. Dieses Blatt ist gewissermaßen ein konstanter Charakter der Dichotomie der Gefässkryptogamen und bezeichnen wir dasselbe als »Angularblatt«.

Die Wurzelstöcke von *Aspidium Thelypteris* (Fig. 1, Taf. II.) sind den vorangeführten ähnlich, nur mit dem Unterschiede, dass sich der Wurzelstock hinter jedem 3.—4. Blatte in zwei, in jeder Beziehung gleiche Gabeln teilt, so dass hier eine vollkommen typische Dichotomie durchgeführt ist. Das Angularblatt fällt bald über, bald unter die Dichotomie; wenn es unterhalb dieselbe fällt, so ragt es zwischen beiden Gabeln empor. Manchmal ist es von der Dichotomie ein wenig weiter auf die alte Gabel verschoben. Über die dichotomische Teilung der Rhizome dieses Farns kann wohl kein Zweifel sein; man muss sich nur wundern, dass sie bisher von allen Forschern ganz unbeachtet geblieben ist.

Durch eine regelmässige Dichotomie zeichnet sich ebenfalls die Gattung *Lygodium* (Fig. 167) aus. Hier sind die Rhizome stark dorsiventral, an der

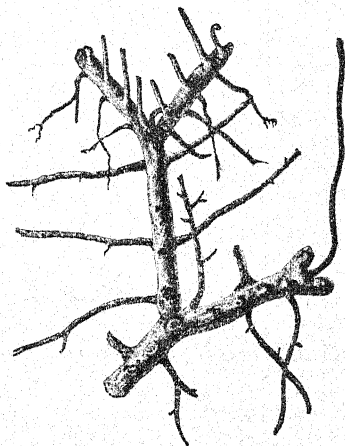


Fig. 167. *Lygodium scandens*. Dorsiventrales und dichotomisches Rhizom, mit einreihigen Blättern. (Nach Velen.)

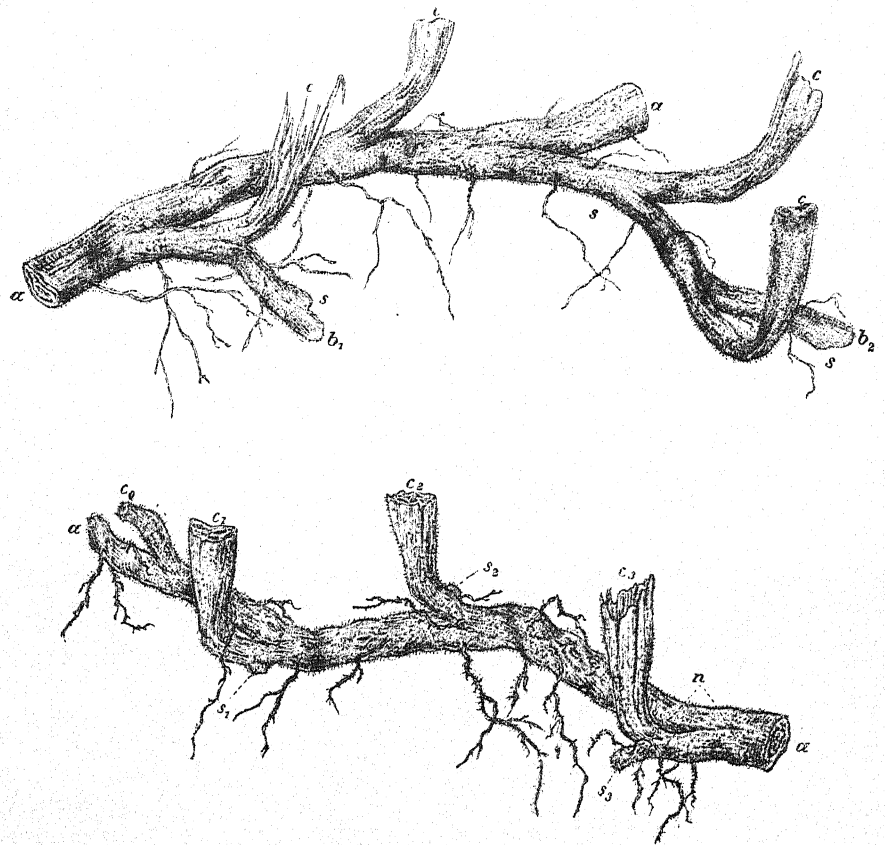


Fig. 168. *Pteris aquilina*. Zwei Rhizomstücke, ein wenig verkl., a) Hauptachse, c) die Blätter, s) die Seitenknospe, n) Achsenglied des Seitenzweiges ss_1 , welcher das erste noch dem Stamme a) angehörende Blatt cs_1 trägt. Der Seitenzweig s) trägt ein ähnliches Blatt c) und sein erstes Blatt bs_1 . (Nach Bayer.)

Unterseite bewurzelt, ziemlich kurz verzweigt und zwar durchweg typisch dichotomisch. Das Angularblatt fällt stets dicht über die Dichotomie.

Interessante Wurzelstöcke hat die gemeine *Pteris aquilina* (Fig. 168). Es ist bekannt, dass ihre Blätter aus der Erde weit von einander entfernt hervorkommen, was daher rührt, dass die Rhizome weit kriechend, mit entfernten Blättern besetzt und ausserdem sehr verzweigt sind, so dass gewöhnlich eine ganze Gruppe von Pflanzen im Walde auf demselben Standorte durch ein einziges Rhizom verbunden ist. In dieser Beziehung verweisen wir auf die veraltete Abbildung im Sachs' Lehrbuch, welches auch in die neuesten Encyklopaedien immer wieder einwandert. Die Rhizome sind fast kahl und beträchtlich zusammengedrückt. An der Basis der Blattstiele befinden sich an der Mehrzahl der Blätter kleine zugerundete Höcker, welche allgemein als Adventivknospen ausgelegt werden. Gegen diese Anschauung habe ich schon im J. 1890 auf Grund eingehender

Studien Einwendungen erhoben, deren Inhalt etwa folgender ist: Der genannte Farn verzweigt sich nicht anders, als aus Knospen an der Blattstielbasis, obzwar dessen Rhizome so viel verzweigt sind. Unter dem Gipfel des Zweiges entwickelt sich ein seitlicher, abgerundeter Ansatz, von dem nicht gesagt werden kann, ob er ein Blatt oder einen Seitenzweig darstellt. Auf diesem Ansatz erscheint ein neuer Höcker, welcher mächtig wächst (das künftige Blatt), so dass der erste Höcker an seiner Basis als bedeutend kleiner erscheint (die vermeintliche Adventivknospe). Manchmal sind schon in der ersten Jugend beide Höcker gleich gross; aus einem sodann (auf der Seite gegen die Achse) entwickelt sich das Blatt. Die Blattstiele haben niemals Wurzeln, während der Rhizomteil Fig. 169, *n* reichlich bewurzelt ist auf gleiche Weise wie die Achse. Da sich dieser Farn anders nicht verzweigt, so wäre der Fall der Verzweigung in Fig. 169 unerklärlich, denn dann würde das Blatt *c* an der Aussenseite die Adventivknospe *s* und an der Innenseite die zweite Adventivknospe *d* tragen, was gewiss ganz merkwürdig wäre. Endlich hat Bayer anatomisch nachgewiesen,

dass der Durchschnitt des Teiles *n* (Fig. 169) gerade solche Gefässbündel besitzt wie die Achse *a*, während der Durchschnitt des Blattstiels ganz andere Gefässbündel und sklerenchymatische Bänder enthält (Fig. 169).

Das sind lauter Umstände, welche sehr gewichtig gegen die Adventivnatur der beschriebenen Knospen sprechen. Sehr wichtig wäre es noch die Entwicklung der keimenden Pflanze zu erforschen.

Die seitlichen verkürzten Zweige oder Knospen (die scheinbaren »Adventivknospen«) haben die Bedeutung von Reserve- oder Schlafrknospen, wie Bayer treffend bemerkt, denn das über denselben stehende Blatt verschafft ihnen Reservestoffe und wenn dasselbe abgestorben ist, kann es

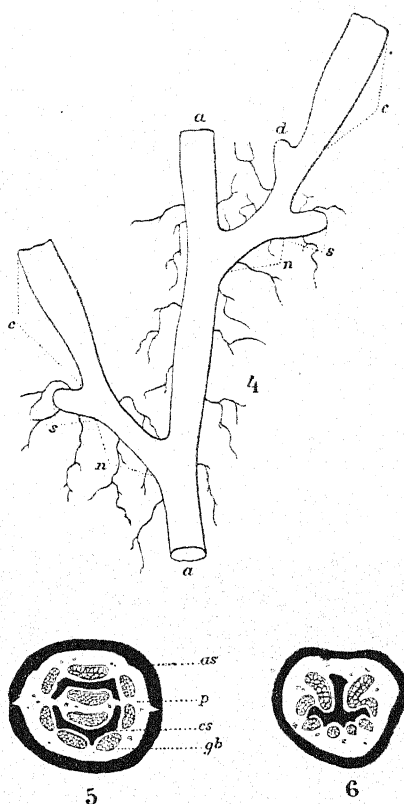


Fig. 169. *Pteris aquilina*. Schematische Darstellung eines Rhizomstückes, wo der Hauptachse angehöriges Blatt *c*) auf den Seitenzweig *s, n*) geschoben ist; *d*) neuer Seitenzweig zum Zweige *s, n*); *s, n*) hat Gefässbündel wie die Hauptachse; 5) Durchschnitt des Rhizoms, *gb*) Gefässbündel, *as, cs*) sklerenchymatische Streifen, *p*) Parenchym. 6) Querschnitt einer Blattstielbasis. (Nach Bayer.)

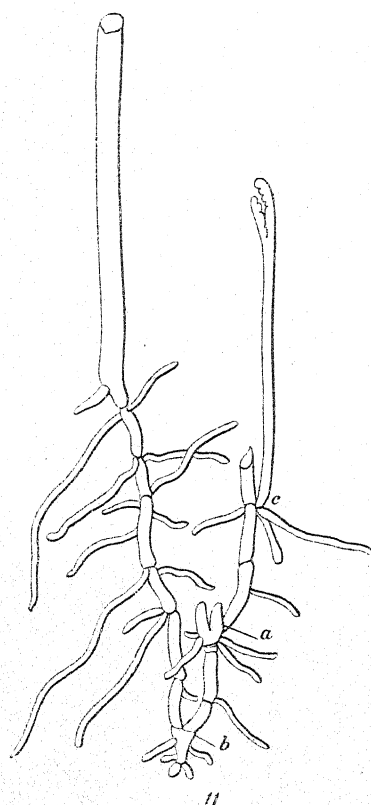


Fig. 170. *Botrychium matricariaefolium*. Dichotomisch verzweigtes Rhizom, a) eine neue Seitendichotomie, c) Dichotomie, b) erste Dichotomie. (Nach Velen.)

noch 6 Jahre ausruhen. Auch sein Scheitel ist, wie Hofmeister beobachtet hat, zu diesem Ausruhen dadurch eingerichtet, dass das oberflächliche, umgebende Gewebe es umwächst, wodurch es in eine geschützte, auch mit Härchen bewachsene Höhlung gerät.

Die Verzweigung der Rhizome von *Pteris aquilina* müssen wir uns also auf diese Weise vorstellen: der Rhizomscheitel verzweigt sich ursprünglich dichotomisch, bekommt jedoch alsbald die Form eines Dichopodiums (scheinbaren Monopodiums). Diese Gabelung geschieht ungefähr bei jedem Blatte, welches oberhalb der Gabelung stehen soll, durch das Wachstum aber auf den Seitenzweig weggetragen wird. Ähnliche Verschiebung der Blätter auf die Gabeläste der Dichotomie kann man auch bei den langgestreckten Rhizomen von *Polypodium Dryopteris* und *P. Phegopteris* gut verfolgen, wo es besonders durch die herablaufenden Blattspuren gekennzeichnet wird.

Die Rhizome des gemeinen *Polypodium vulgare* (Fig. 165) sind, wie schon bemerkt wurde, dorsiventral mit zwei Reihen von Blättern an der Oberseite versehen, welche dann die hervor-

tretenden Blattnarben hinterlassen. Sie verzweigen sich nur selten, was in der Weise erfolgt, dass an der Stelle, wo das Blatt stehen soll, eine Seitenknospe entsteht, welche selbst an der Basis das entwickelte Blatt trägt. Ob diese Knospe zum Blatt selbst oder zur Hauptachse adventiv ist, kann ich aus bloß zwei beobachteten Fällen dieser Verzweigung nicht sicherstellen.

Die kurzen, dicken Wurzelstöcke der Gattung *Ophioglossum* habe ich niemals sich verzweigen gesehen. Dagegen habe ich bei *Botrychium matricariaefolium*, von dem ich Tausende von Individuen der Untersuchung unterzog, den Wurzelstock öfters durch typische Dichotomie verzweigt gefunden. Einen ähnlichen Fall stellt uns Fig. 170 dar, wo sich das mindestens 10jährige Rhizom bei *b* einmal teilt, bei der rechten Gabel erfolgt dann in *a* die zweite und in *c* die dritte Teilung. Bei *a* teilt sich sodann eine der Gabeln abermals in zwei gleiche Zweige. Wenn wir erwägen, dass das ganze Rhizom eigentlich aus einzelnen Gliedern zusammengesetzt

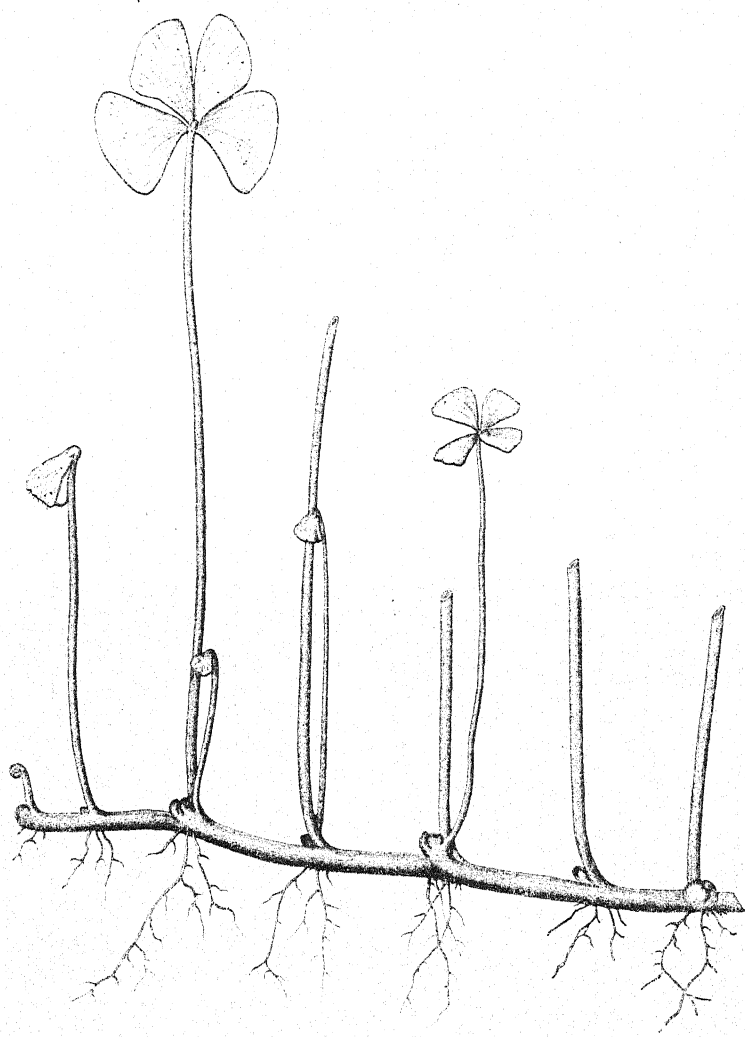


Fig. 171. *Marsilia quadrifolia*. Rhizom mit Seitenknospen. (Nach Velen.)

ist, welche sich aus den Blattbasen gebildet haben, so müssen wir uns die dichotomische Verzweigung in der ersten Jugend derart vorstellen, dass das jüngste Blatt sich in zwei kleine Höcker teilt, aus denen zwei Blätter entstehen, in deren Basen sich dann abermals einfache Blätter bilden, welche zwei Gabeln die Entstehung verleihen.

Die Gattungen *Pilularia* und *Marsilia* haben ganz gleiche Verzweigung. Die Rhizome sind fadenförmig, lang kriechend, mit Blättern an der Oberseite in zwei Reihen (Fig. 171, 139). Die Knospen entstehen nebenan unter der Blatinserktion, so dass das Blatt tatsächlich ober dem, von der Mutterachse und dem Zweige gebildeten Winkel steht. Die ersten 2—4 Blätter

des Zweiges tragen gewöhnlich keine Knospen, während die weiteren abwärts Knospen entwickeln. Hier haben wir also ein scheinbares Monopodium mit Seitenzweigen oder Knospen und demnach wird die Lage der Angularblätter eingehalten, wodurch am besten bewiesen ist, dass dieses Monopodium nur ein scheinbares ist.

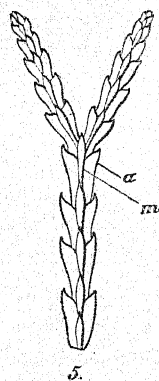
Die Verzweigung der beiden genannten Gattungen erinnert sehr an die Verzweigung der Gattung *Davallia*, wo die Verzweigung ebenfalls nur neben dem Blatte an der Hauptachse erfolgt und zwar häufig bei der Mehrzahl der Blätter an der Achse. Zu demselben Typus der Verzweigung scheinen auch die schon beschriebenen Rhizome von *Pteris aquilina* zu gehören, wo gleichfalls an vielen Achsen bei jedem Blatte die Verzweigung erfolgt, nur dass sich das Blatt der Hauptachse bis zu der Seitengabel verschiebt, wodurch, wie bereits bemerkt wurde, das Bild einer Adventivknospe an der Basis des Blattstiels entsteht.

Die Gattung *Azolla* (Taf. II) verzweigt sich durch typische Dichotomie, nur dass abwechselnd ein Zweig immer im Wachstum zurückbleibt und sich seitwärts drückt, etwa so, wie es bei *Lycopodium clavatum* geschieht. Die Blätter sind abwechselnd in zwei Reihen angeordnet. Ober jeder Gabel steht das Angularblatt (*a*, *b*), dessen häutiger Lappen sich allerdings nach unten umbiegt. Es pflegt gewöhnlich ein wenig tiefer unter die Gabel gerückt zu sein, was auch anderwärts häufig vorkommt. Unter jeder Gabel wächst eine wahre Wurzel, so dass wir auch darin den dichotomischen Typus der Lycopodien ersehen können. Die Wurzeln jedoch sind hier einfach.

Die Achsen der Gattung *Psilotum* sind unstreitig dichotomisch vielverzweigt und die Zweige entweder dreikantig mit dreireihigen Blättchen (*P. triquetrum*) oder bandförmig zusammengedrückt mit zweireihigen Blättchen (*P. flaccidum*). Dass die unterirdischen Wurzelstöcke dichotomisch geteilt sind, haben wir schon oben erwähnt.

Auch die Achsen der Gattung *Tmesipteris* sind, soweit ich es an getrocknetem Material zu beobachten vermochte, dichotomisch verzweigt, obgleich nicht so stark, wie bei der vorangehenden Gattung.

Die Achsen sämtlicher Arten der Gattung *Lycopodium* sind dichotomisch geteilt und zwar in der Weise, dass wir da eine typische Dichotomie und von dieser an alle Übergänge zum scheinbaren Monopodium vor uns haben. Die sterilen Zweige von *L. complanatum* (Fig. 172) sind z. B. typisch dichotomisch mit Angularblättern unter und ober der Dichotomie. Es sind hier nämlich die Blätter in 4 Reihen abwechselnd paarweise



Figur 172. *Lycopodium complanatum*, ein steriles Ästchen, mit gegenständigen Seitenblättern (*a*) und mit dem Angularblatt (*m*). (Original.)

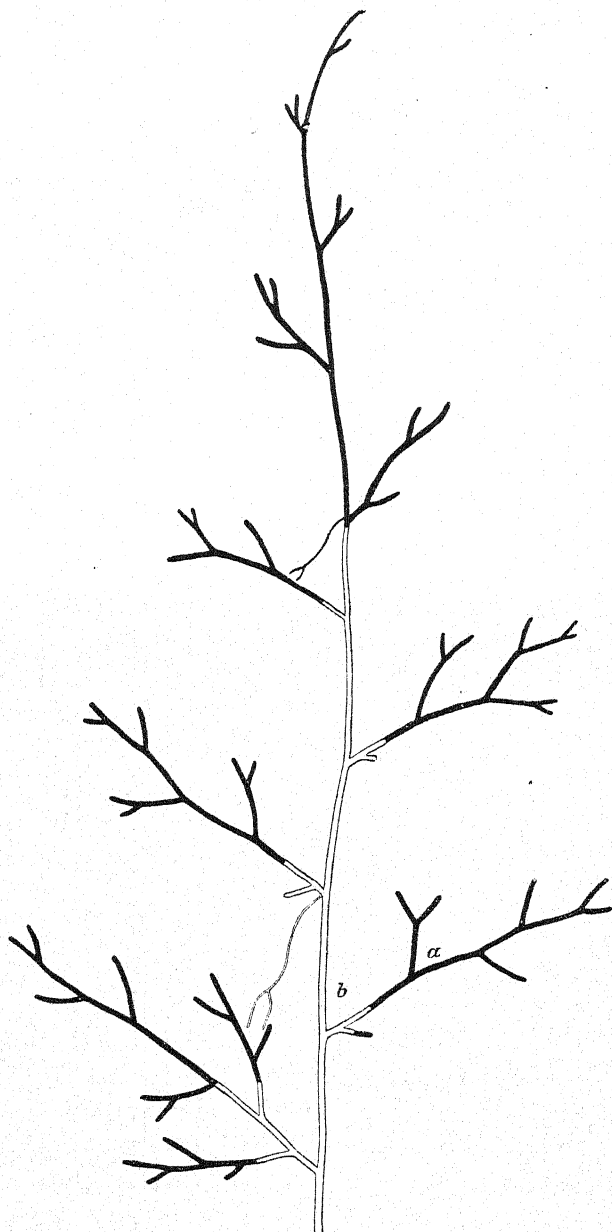


Fig. 173. *Lycopodium clavatum*. Schema der Verzweigungsart eines kriechenden Stengels; a, b) Zuwächse von zwei Jahren. (Original.)

angeordnet; infolge dessen muss nicht nur ober der Dichotomie, sondern auch unter derselben ein Angularblatt zum Vorschein gelangen. Diese vierreihige Stellung übergeht häufig auf derselben Pflanze an den Hauptzweigen (so auch bei *L. complanatum*) in eine Spiralstellung. Bei *L. alpinum* ist

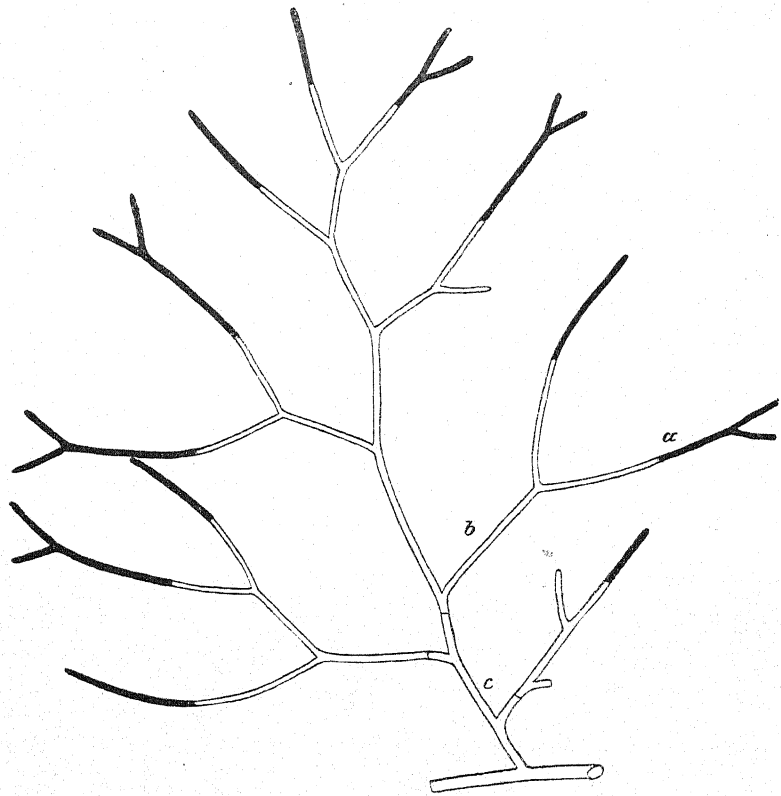


Fig. 174. *Lycopodium clavatum*. Schema der Verzweigungsart eines Basalzweiges; a, b, c) Zuwächse von drei Jahren. (Original.)

an den sterilen Zweigen die Stellung vierreihig, an den Blütenzweigen und an den Hauptzweigen aber spiralig. Bei den Arten, welche spiralige Anordnung der Blätter besitzen, konnte ich durchweg keine Angularblätter finden, nicht einmal bei denjenigen Arten, deren Stengel mit grossen Blättern (*L. Phlegmaria*, *L. nummularifolium*) locker besetzt sind. Ja bei den Arten mit gegenständigen Blättern verschwinden die Angularblätter, wenn die gegenständige Blattstellung in die spiralige übergeht.

Die Wurzeln wachsen stets in der Nähe der Dichotomie an der Unterseite, im Alter aber auch anderwärts aus den Hauptstengeln und sind dieselben ebenfalls auch durchweg dichotomisch verzweigt.

Auf dem abgebildeten *L. complanatum* ist gewiss eine unleugbare Dichotomie ersichtlich; man kann hier auch beobachten, wie an den Zweigen der vorjährigen Dichotomien neue, heurige Dichotomien entstehen.

Diese typische Dichotomie verwandelt sich öfters an einer und derselben Pflanze in ein Dichopodium, so insbesondere beim *L. complanatum* am Hauptstengel oder an den unterirdischen Ausläufern. Wie eine typische

Dichotomie sich in ein Dichopodium verwandelt, sehen wir schön an einem Zweige von *L. clavatum* (Fig. 173, 174), welcher an der Basis des Hauptstengels entspringt und ein beschränktes Wachstum besitzt. Man kann hier nicht nur an den vorjährigen Zweigen, sondern auch an den heurigen Zuwächsen die regelmässige Gabelungen gut verfolgen. Wenn wir jedoch den unbeschränkt wachsenden Hauptstengel und dessen heurige Zuwächse vergleichen, so sehen wir deutlich, dass der Charakter des Monopodiums dadurch entsteht, dass immer eine Gabel mehr wächst, oder sich mehr verzweigt als die andere. Die Seitenzweige des heurigen Zuwachses sind insgesamt scheinbar monopodial, aber schon im nächsten Jahre verraten sie ihren dichotomischen Typus, wie dies an den untersten Zweigen angedeutet ist.

Die früher beschriebene Art *L. inundatum* (Fig. 160) bildet eigentümliche Vermehrungs-Adventivknospen, welche Bruchmann zuerst

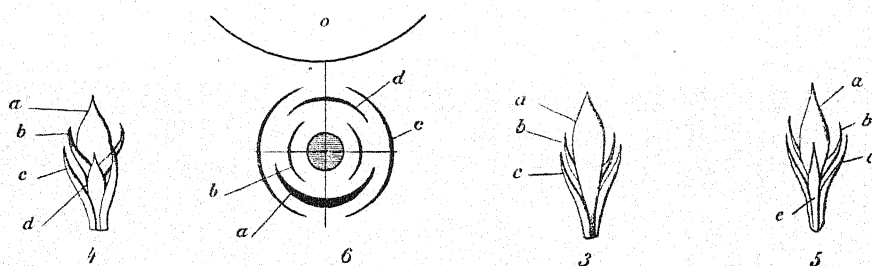


Fig. 175. *Lycopodium Selago*. Stabile Adventivknospen, 6) Diagramm zur Fig. 3. ((Nach Velen.)

beschrieben hat.*) Diese Knospen kommen nur an den sterilen Gabeln ziemlich unregelmässig und unbestimmt, selten wo zu je zwei beiderseits zum Vorschein, wie Bruchmann behauptet. Sie entstehen zwischen den Blättern ohne alle Orientierung zu den letzteren. In der Jugend sind sie sehr klein, kugelig und in aufgedunsene, breite Schuppen eingehüllt (Fig. 160). Wenn die sie tragende, vom Vorjahre übrig gebliebene Achse abgefault ist, sind sie noch frisch und im Frühjahr beginnen sie zu neuem Leben zu erwachen. Sie wachsen bedeutend, entwickeln eine Menge neuer Blätter und treiben gleichzeitig eine starke Wurzel in die Erde (Fig. 160). So wächst ein ganzes neues Individuum dieses Jahres auf. Weil normalerweise aus dem vorjährigen Individuum immer nur zwei (S. 237) entstehen und weil auf geschlechtliche Art kaum irgendwo ein neues Individuum zur Entwicklung gelangt, so sind diese Knospen ein ausgiebiges Hilfsmittel zur Vermehrung der genannten Species.

Morphologisch muss man diese Knospen als aus der Achse herausgewachsene Adventivknospen ansehen, denn sie entstehen der Zeit und

*) Warum Bruchmann sie Pseudoadventivknospen nennt, weiss ich nicht.

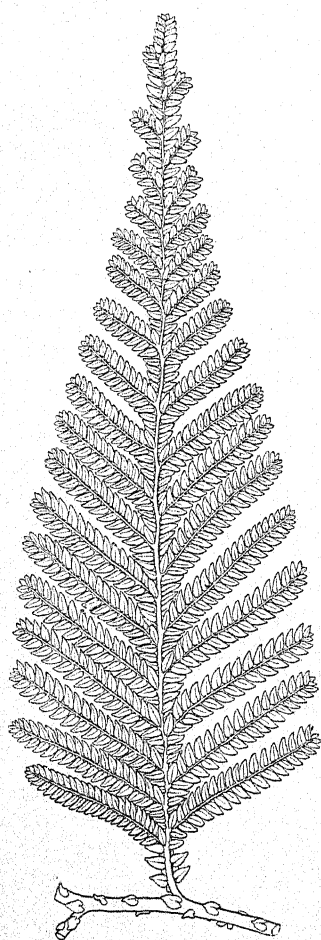


Fig. 176. *Selaginella Wallichii*. Dichopodial verzweigter Seitenzweig. (Orig.)

die Hüllen ohne innere Knospen finden. Die Hülle selbst (Fig. 175) besteht aus einem äusseren Paare schmalen Blättchen (*c*), welche quer zur Achse (*o*) stehen. Hinter diesem Paar folgt deutlich ein zweites Paar (*a*, *d*), dessen äusserlich in der Mediane stehende Schuppe (*a*) bedeutend grösser und sackartig ausgehöhlt ist. Diese Schuppe soll das nachträglich zur Entwicklung gelangende Stützblatt sein! Wir sehen an der Mehrzahl der Knospen, dass diese Schuppe *a* an der unteren Partie von den Blättchen des Paares *c* umfasst ist. Hinter dem Paar *a*, *d* folgt dann noch ein drittes, abwechselndes Paar schmalen Blättchen *b*. In manchen Fällen geschieht es, dass statt des Blattpaares *c* sich drei gleiche (Fig. 175, 5) im Quirl entwickeln, wodurch dann die vermeintliche grosse Stützschuppe *a* überhaupt durch das Blättchen *e* vom Rücken her in der Mediane verdeckt ist. Aus diesen Tatsachen geht mit grösster Evidenz hervor, dass die obenerwähnte Erklärung

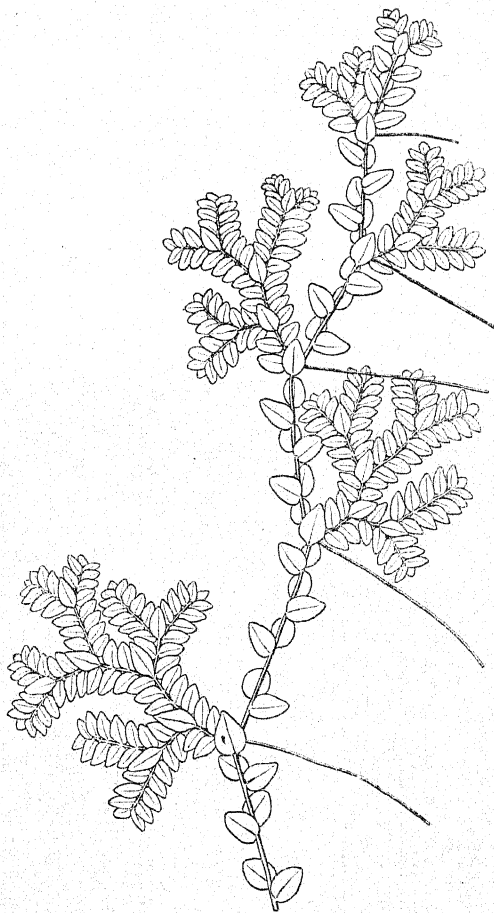
dem Orte nach unregelmässig ausserhalb der Tätigkeit des Achsengipfels.

Denselben Wert besitzen die morphologisch und biologisch interessanten Vermehrungsknospen der Gebirgsart *Lycopodium Selago*. Bezüglich derselben hat Hegelmaier angeführt, dass sie am Stengel an der Stelle des Blattes entstehen und dass das eigentliche Stützblatt erst nachträglich aus der Hauptachse auf die Knospe hinaufrückt. Diese durch und durch unrichtige Erklärung wird von allen Encyklopädieen und Monographien angenommen.

Die erwähnten Knospen entstehen in der Regel an den fertilen Zweigen; an sterilen habe ich sie noch niemals gefunden. Ihre Entstehung erfolgt unregelmässig zwischen den Blättern an der Achse, indem sie die Ordnung der nächsten Parastichen stören. Wenn sie die Stelle der Blätter einnehmen würden, so würden sie wenigstens in der Jugend die Anordnung der Parastichen nicht stören. Sie sind aus zwei Teilen zusammengesetzt: aus der äusseren, sechsblättrigen harten Hülle, in welcher die eigentliche Knospe sitzt, die durch den Druck der holzigen Hüllschuppen frühzeitig sich herausdrückt, so dass wir an der Pflanze gewöhnlich nur

Hegelmaiers ganz und gar unrichtig ist. Auch Pritzel sagt unrichtig, dass die grosse Schuppe *a* dem ersten, in der Mediane stehenden Paare zugehöre.

Nach Pritzel kommen ähnliche Vermehrungsknospen auch bei den Arten *L. serratum*, *L. lucidulum*, *L. miniatum* und *L. reflexum* vor.



Figur 177. *Selaginella Apus*. Seitenzweige sind dichotomisch verzweigt, bei jeder Gabel treibt ein Wurzelträger und sitzt ein Angularblatt. (Original.)

Wie bei der vorangehenden Gattung, so gelangt auch bei der Gattung *Selaginella* (Fig. 177) durchweg Dichotomie zum Vorschein, welche jedoch häufig in ein scheinbares Monopodium (Dichopodium) sich verwandelt. Dort, wo die Blätter dorsiventral in 4 Reihen angeordnet sind, finden wir regelmässig über der Dichotomie ein Angularblatt. Ja auch bei der dichopodialen Art *S. Wallichii* (Fig. 176), wo Jedermann ein richtiges Monopodium zu sehen vermeinen könnte, steht durchweg das Angularblatt

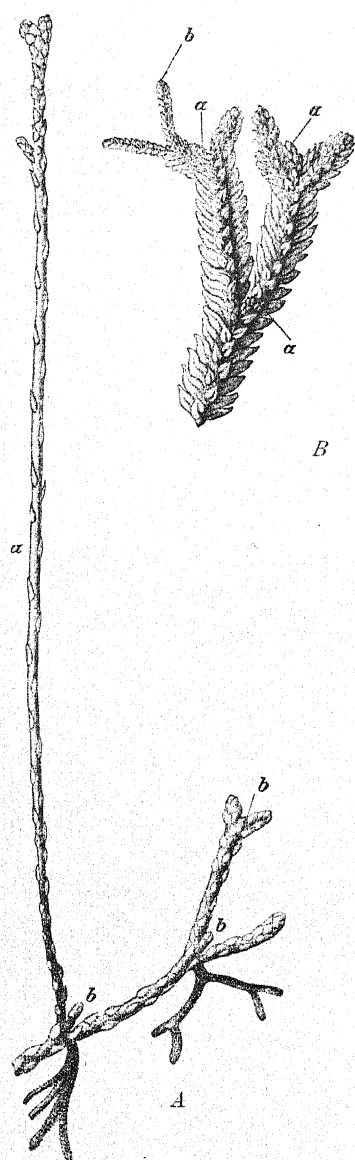


Fig. 178. Tetrachotomische Verzweigung. A) Rhizom von *Selaginella pubescens*, a) aufrechter Zweig, b) tetrachotomische Knospen. B) Beblätterte Äste von *Sel. Martensii*, a) tetrachotomische Knospen, b) Blüten. (Nach Velen.)

Ebene, welche die Hauptachse und den Zweig verbindet, senkrecht stehenden Ebene ein neuer Zweig und zwar in derselben Höhe, wie die Hauptachse und der alte Zweig. Am häufigsten pflegt nur ein einziger vor-

unter der Dichotomie. Diese Angularblätter sind sämtlich gleichmässig entwickelt, während die anderen Blätter ungleichseitig sind.

Auch bei den Selaginellen mit dorsiventralen Zweigen, welche die Blätter in 4 Reihen tragen, stehen sie an den Hauptstengeln radial und sind alle gleich gestaltet, besonders bei Arten mit aufrechtem, starkem Stengel, auf welchem dann die seitlichen flachen Zweige gefiederte Blätter nachahmen.

Bei einigen Arten (*S. tuberosa*) sind die unterirdischen Rhizome in Absätzen zu Knollen verdickt, welche offenbar der vegetativen Vermehrung dienlich sind.

Wurzeln auf den Stengeln erscheinen bei der Gattung *Selaginella* nicht, sondern durchweg nur lange Wurzelträger, welche in die Erde eindringen und erst hier echte Wurzeln treiben. Die Wurzelträger wachsen allerwärts exogen ober dem Angularblatt und zwar nur auf den Hauptstengeln.

Eine charakteristische Erscheinung für die Gattung *Selaginella* ist ferner die von mir im Jahre 1892 entdeckte Tetrachotomie (Fig. 178). Sie kommt vielleicht bei allen Arten mit starken, aufrechten, Angularblätter und Gabelzweige besitzenden Stengeln vor und wenn sie da nicht normalerweise vorhanden ist, so kann man sie künstlich hervorrufen, wenn wir den Stengel ober der unteren Partie abschneiden, denn in diesem Falle beginnen tetrachotomische Zweige sofort dort aufzuwachsen, wo die untersten Seitenzweige stehen oder standen.

Dort, wo sich die Hauptstengel verteilen, erscheint nämlich in der zur Ebene, welche die Hauptachse und den Zweig verbindet, senkrecht stehenden Ebene ein neuer Zweig und zwar in derselben Höhe, wie die Hauptachse und der alte Zweig. Am häufigsten pflegt nur ein einziger vor-

handen zu sein, aber nicht selten wachsen auch zwei einander gegenüber stehende und gleich grosse auf, so dass wir dann aus einer Stelle vier Zweige entstehen sehen (daher die Bezeichnung »Tetrachotomie«). Einer von ihnen fällt hierbei hinter das Angularblatt auf dieselbe Stelle, wo gewöhnlich der Wurzelträger herauswächst. Und tatsächlich bildet sich auch dann, wenn zwei tetrachotomische Zweige entwickelt sind, niemals ein Wurzelträger, woraus erhellt, dass der Letztere nur ein Achsengebilde ist.

Diese Verzweigungsart kommt sonst nirgendwo im Pflanzenreiche vor und wird auch in der Literatur nirgends beschrieben.*) In biologischer Beziehung erinnern die tetrachotomischen Zweige an die accessorischen Knospen der Phanerogamen.

Ich habe auch an den dichotomischen Zweigen der Art *S. Martensii* (Fig. 178) beobachtet, dass zwischen den Gabeln der letzten dorsiventralen Zweige an kurzen, dünnen Stielchen kleine tetrachotomische, leicht abfallbare Vegetativknospen hervorkamen. Manchmal teilen sie sich noch unmittelbar über der Basis abermals in zwei neue, ganz kurz gestielte Knospen und zwar in der zur ersten Dichotomie (!) parallelen Ebene. Ich glaube, dass man in diesen Knospen vegetative Vermehrungsknospen von derselben Art, wie bei *Lycopodium Selago* zu erblicken hat.

Sehr interessante und belehrende Verhältnisse findet man in dieser Beziehung bei den einjährigen Selaginellen *S. pumila* Spring. (Südafrika) und *S. Preissiana* Spring. (Australien), welche ich Gelegenheit hatte zu untersuchen. Beide Arten (sowie vielleicht die einjährige *S. bryoides* Kaulf.) sind höchst einfach gebaut, der einfache gerade Stengel setzt unter den Keimblättern in einem langen Hypokotyl fort. Dort, wo das Hypokotyl aus der Makrospore hervortritt, entspringen 1—2 dünne Wurzeln endogener Weise wie bei *S. Apus*.

Wenn man ein solches einfaches Pflänzchen von *S. pumila* beobachtet, welches nach dem Keimblattpaare abwechselnde Blätter und eine endständige einfache Fruchthöhle besitzt, so sieht man nach einer Dichotomie keine Spur, obzwar alle übrigen Selaginellen nach dem Keimtypus der *S. Apus* gleich oberhalb der Keimblätter sich dichotomisch verzweigen. Nach diesem Sachverhalt müsste die *S. pumila* und *S. Preissiana* eine sonderbare Ausnahme bilden.

Trotzdem aber lassen sich auch diese beiden Arten auf den normalen Keimtypus der übrigen Selaginellen zurückführen. Bei *S. pumila* finden wir nämlich zwischen den beiden Keimblättern seitlich eine kleine Knospe, welche sich seltener in einen Zweig verlängert. Dann treibt der Stengel gleich nebenan noch einen Wurzelträger (Fig. 179). Im Falle, dass sich kein Seitenzweig entwickelte, fand ich auch an scheinbar einfachem

*) Nur Hieronymus bemerkt (in Englers Fam. S. 665), dass bei einigen Arten dem Wurzelträger gegenüber zwischen beiden Gabeln ein kriechendes Rhizom hervorstachse, was allerdings richtig, aber eine sehr gewöhnliche Erscheinung ist.



Fig. 179. A) *Selaginella pumila*. Ganzes einjähriges Pflänzchen, a) Makrospore, b) Wurzeln, c) Hypokotyl, d) Keimblätter, e) Seitenknospe, f) seitlicher Wurzelträger. B) *Selaginella Preissiana*. Unterer Teil der einjährigen Pflanze, Bezeichnung wie bei vor., nur gibt es hier mehrere Seitenzweige und Wurzelträger (e, f, i) Hauptstengel. (Original.)

Stengel regelmässig wenigstens einen Seitenhöcker zwischen den beiden Keimblättern — jedoch nur auf einer Seite des Stengels.

Bei *S. Preissiana* (Fig. 179) finden wir selten einfache Pflänzchen, denn der Hauptstengel trägt fast durchweg am Grunde bei dem Keimblattpaare noch einen anderen oder sogar mehrere Stengel und unter denselben einige Wurzelträger, wodurch ein ganzer mehrstengelig-rasiger Stock entsteht. Wie soll man diese sonderbaren Verhältnisse verstehen?

Die Verzweigung geschieht hier auf dieselbe Weise, wie bei der *S. pumila*. Es entspringt ebenfalls zwischen den Keimblättern eine Seitenknospe, welche sich aber in einen anderen fruchtenden Stengel verlängert, welchem unten ein anderer Wurzelträger entspricht, so dass es den Anschein hat, als wären hier zwei gleiche Pflänzchen in dem dem Keimblattpaare gegenüberstehenden Punkte verwachsen. Diese Verzweigungsart geht aber noch weiter, so dass wir endlich mehrere fruchtende Stengel und unten mehrere Wurzelträger vorfinden.

In dem Falle, wo sich bei den genannten Selaginellen nur ein Seitenstengel und nur ein Nebenwurzelträger entwickelt, haben wir im Prinzip dieselbe Dichotomie wie bei dem Keimtypus der *S. Apus*. Bei *S. Apus* verzweigt sich der Stengel oberhalb der Keimblätter in zwei gleiche Gabeläste, während bei der *S. pumila* und *S. Preissiana* entwickelt sich stark nur ein Gabelzweig in Form eines scheinbar einfachen aufrechten Fruchtstengels. Der zweite Gabelzweig verkümmert oder wächst erst später in einen anderen Stengel. Aus dieser Ursache finden wir nie auf beiden Seiten, sondern nur auf einer Seite des Keimblattpaares die Seitenknospe.

Weil nun weiter nach dem Gesetze der Tetrachotomie zwischen die beiden Stengel noch ein Wurzelträger und ein weiterer Gabelzweig entstehen kann, so kann man leicht einen Stock mit zwei Seitenstengeln und einem Wurzelträger vorfinden. Wenn wir weiter beachten, dass sich jeder Seitenstengel sofort an der Basis weiter tetrachotomisch verzweigen kann, so erklärt sich dann der eigentümliche Fall, in welchem der ganze Stock zahlreiche Stengel und mehrere Wurzelträger besitzt, die aber sämtlich am Grunde verbunden sind. Einen solchen Fall stellt uns eben die *S. Preissiana* Fig. 179 dar.

Bei *S. Preissiana* stehen die Blätter am Stengel gegenständig und die Stengel bleiben einfach, während bei der *S. pumila* sich der Stengel nicht selten beträchtlich verlängert und sich dann auch dichotomisch verzweigt.

Eine grosse Anzahl und vielleicht die Mehrzahl der Selaginellen vermehrt sich wohl geschlechtlich durch Sporen, weil diese Pflanzen nicht von langer Dauer und nicht mit solchen ungeschlechtlichen Vermehrungsmitteln versorgt sind wie die Farne, Bärlappen und Schachtelhalme. *S. selaginoides* vermehrt sich, nach allem zu schliessen, nur durch Sporen; dasselbe ist nach Hieronymus der Fall bei der zarten *S. pumila* vom

Kap, welche gar nur einjährig ist. Manche vermehren sich stark dadurch, dass der Hauptstengel weithin kriecht und mit Hilfe der Wurzelträger wurzelt. Ja, manche treiben aus der Basis oder aus dem Ende der Hauptstengel eigenartige Rhizome, welche am Ende wurzeln und zu neuen Pflanzen aufwachsen. So treiben aus dem Rhizome der *S. Hünkeana* Spring. (Chili) fadendünne, kleinschuppige, sehr lange Ausläufer, welche das Substrat in allen Richtungen durchkriechen. Viele Selaginellen sind leicht brüchig und aus jedem, vom Wasser weggeschwemmten Stückchen kann abermals ein neues Pflänzchen aufkommen.

S. bulbifera bildet am Ende der Blüte (manchmal auch der sterilen Zweige) verdickte Zwiebelchen, welche abfallen und zu neuen Pflanzen aufkeimen.

Von allen Gefäßkryptogamen unterscheidet sich durch ihre Verzweigung die Gattung *Equisetum*. Alle Zweige wachsen hier monopodial

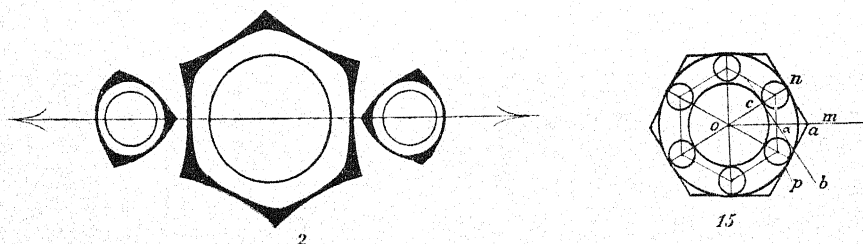


Fig. 180. *Equisetum arvense*. 2. Orientation der zwei gegenständigen Zweige am Rhizome, 15) Diagramm des oberirdischen, verzweigten Stengels. (Nach Velen.)

unter dem Wachstumsscheitel der Hauptachse und zwar in Quirlen. Die Seitenzweige fallen genau zwischen zwei in eine Scheide verwachsene Blätter und weil sie durch diese Scheide eng umfasst sind, reißen sie an der Basis die Scheide durch, indem sie so herauskommen, was eine bei den Phanerogamen ziemlich häufige Erscheinung ist. Die unterirdischen Wurzelstöcke bilden, wie schon bemerkt worden ist, keine ganzen Zweigquirle, sondern oft nur einen Zweig oder auch 2 bis 3 solche Zweige. Wenn zwei vorhanden sind, so stellen sie sich gegen einander in den Durchmesser der Hauptachse und sind dann mit einer Schuppe adossiert (Fig. 180). Die Wurzelstöcke der terrestren Arten der Schachtelhalme sind mit Wurzelhaaren bewachsen, welche jedoch in Sümpfen und im Wasser verschwinden.

Die Adventivwurzeln an den Wurzelstöcken kommen im Quirl unter der Scheide und immer zwischen zwei Rippen oder Blättern, oder wenn der Seitenzweig entwickelt ist, unter den Zweigen hervor. Die Wurzeln sind mit Haaren besetzt und verzweigen sich unregelmässig.

Wenn wir die Verzweigung des Schachtelhalms auf eine andere Verzweigung z. B. jene der Gattung *Marsilia* zurückführen wollten, so müsste

das Blatt über dem vom Zweige und der Hauptachse gebildeten Winkel, also z. B. in der Fig. 180, in die Gerade c , b fallen, wenn wir den Zweig n in Betracht ziehen. Es würden also die Blätter im Quirl in der Nähe des Zweigs und neben demselben stehen; weil aber, wie überall auch anderwärts im Pflanzenreiche die Organe der Pflanzen in die günstigste Stellung zu gelangen trachten, so verschiebt sich das Blatt m aus der Geraden c , b in die Gerade a , a , indem es auf diese Weise um den Winkel α abweicht.

Es ist folglich kein Zweifel, dass bei der Gattung *Equisetum* (und ebenso auch bei der ganzen Gruppe der Equisetineen) die Hauptachse sich monopodial verzweigt; trotzdem ist aber dieses Monopodium nicht identisch mit jenem der Phanerogamen. Vergleichen wir z. B. die Gattung *Hippuris*, wo wir beiläufig ähnliche Hauptachsen mit Blattquirlen haben. Hier teilen sich zwar auch Blätter und Seitenknospen (z. B. Blüten) als Seitenhöckerchen von dem terminalen Achsenscheitel ab, aber die Blüten- und Blatthöcker gehören zu einander; die Blüte fällt immer in die Blattachsel. Und so sind bei allen Phanerogamen die Seitenachsen mit den Seitenblättern im Zusammenhange, indem sie aus deren Achseln hervorkommen. Wir kennen im ganzen Reiche der Phanerogamen keine extra-axilläre Knospen.

Bei der Gattung *Equisetum* aber ist die seitliche Knospe von dem Blatte ebenso unabhängig wie bei allen Gefässkryptogamen, und wenn wir uns die ursprüngliche Lage der Blätter des Schachtelhalmes nach dem Diagramme Fig. 180 vor Augen halten, so gelangen wir zu der Erkenntnis, dass das Monopodium der Schachtelhalme eigentlich nur eine Modifikation der dichotomischen Verzweigung der übrigen Gefässkryptogamen ist.

Die Gattung *Salvinia* ähnelt, was die Verzweigung anbelangt, der Gattung *Equisetum*, weist aber dennoch gewisse Unterschiede auf. Schon die ersten Blätter an der keimenden Pflanze stehen nicht in Quirlen, sondern abwechselnd. Die Seitenzweige wachsen zwischen einem flachen und einem Wurzelbatt und zwar derart, dass sie einmal in einem Quirl rechts und im nachfolgenden Quirl links stehen, so dass nur ein Seitenzweig entsteht. Manchmal geschieht es, dass zwischen dem Zweige und dem flachen Blatte noch ein anderer Zweig entspringt, was allerdings bei den Schachtelhalmen niemals vorkommt.

Der Verzweigungsart der Gattung *Salvinia* entspricht in jeder Beziehung die Verzweigung der Gattung *Sphenophyllum*, wo ebenfalls die Seitenzweige am Stengel nur einzeln (höchstens zu 2) in jedem Quirle hervorkommen.

Aus den verschiedenen Verzweigungsarten bei sämtlichen Gefässkryptogamen sehen wir, dass alle Gefässkryptogamen sich nach dem dichotomischen Typus ohne alle Orientierung zu den Blättern verzweigen und dass sie durch dieses morphologische Kennzeichen sich von allen Phanerogamen überhaupt unterscheiden. Im zweiten Teile unseres Werkes werden wir kennen

lernen, dass auch die Cycadeen sich nach dem Typus der Dicotylen und Koniferen verzweigen, obgleich sie so grosse Beziehungen zu den Gefässkryptogamen zeigen. Durch diesen Umstand wird auch unsere Ansicht bestätigt, dass die Cycadeen ebenso wie die übrigen Gymnospermen sich aus uns unbekannten Formen parallel neben den Gefässkryptogamen entwickelt haben. Die ausnahmslose Gesetzmässigkeit der Verzweigung bei den Phanerogamen ist eines der hauptsächlichsten Merkmale dieser grossen Gruppe im Pflanzenreiche; deshalb ist es unmöglich, dass sich die Phanerogamen durch dieses Merkmal von den Gefässkryptogamen unterscheiden könnten, wenn sie mit denselben in einem Evolutionszusammenhange wären. Die Vorfahren der Phanerogamen, namentlich der Gymnospermen, mussten den Gefässkryptogamen ähnliche Pflanzen gewesen sein, was aus dem Zusammenhange der Embryonalentwicklung mit dem Kopulationsprozesse hervorgeht; aber sie hatten gewiss eine durchweg monopodiale Verzweigung mit Blattorientierung. Es waren dies Pflanzenformen, welche in den niedrigeren Stufen an die jetzt lebenden Laubmoose erinnerten.

f) Die Wurzeln der Gefässkryptogamen.

Alle Gefässkryptogamen besitzen wahre Wurzeln im Sinne der Phanerogamen. Sie sind mit Gefässbündeln und an der Spitze mit einer Wurzelhaube versehen; an der Oberfläche zeigen sie zumeist reichliche Wurzelhaare. Sie wachsen fast durchweg durch eine einzige Scheitelzelle. Die erste Hauptwurzel, welche sich an dem Embryo entwickelt, verschwindet in der Regel bald und an deren Stelle wachsen sofort aus der Achse Adventivwurzeln, so dass alle Wurzeln, welche wir bei den Gefässkryptogamen an der entwickelten Pflanze finden, adventiven Ursprungs sind. Sie wachsen aus der Achse fast ausnahmslos endogen.

Die Wurzeln der Farne wachsen aus dem Stamme gewöhnlich unter der Basis des Blattstiels einzeln oder in verschiedener Anzahl. Bei einigen Arten der Farne soll angeblich diese Zahl bestimmt und stabil sein. An den verlängerten Rhizomen aber wachsen die Wurzeln gewöhnlich sehr reichlich und ohne alle Regelmässigkeit. Die epiphytischen und baumartigen Farne pflegen an den Wurzeln einen dichten Pelz brauner Härchen zu haben, welche zur Erhaltung der Feuchte dienen. Bei den Gattungen *Marsilia* und *Pilularia* entwickeln sich die Wurzeln unter dem Rhizom dort, wo sich dieses verzweigt und wo oben das Blatt angesetzt ist. Die Gattung *Salvinia* hat, wie schon oben bemerkt worden ist, das ganze Leben über keine Wurzeln. Auch viele Arten der Gattungen *Hymenophyllum* und *Trichomanes* entwickeln niemals Wurzeln. Es sind dies sämtlich kleine Formen, deren dünne, verzweigte Rhizome im Humus oder an Baumrinden kriechen und mit saugendem Haarfilz bedeckt sind. Einige Arten treiben gar verzweigte blattlose, mit Haarfilz versehene und sonach echte Wurzeln nachahmende Rhizome.

Bei der Gattung *Azolla* wachsen bloß einfache und einzelne Wurzeln unter der Dichotomie und zwar bei einigen Arten unter jeder Dichotomie, bei anderen bloß unter einigen. Bei der Art *A. nilotica* wächst aus einem Punkte ein ganzes Bündel einfacher Wurzeln, welche wie die einfachen Wurzeln anderer Arten an der Basis von einer Scheide umfasst sind, die in der Jugend auch die eine schwache, einfache Wurzelhaube tragende Wurzelspitze bedeckt und ursprünglich aus dem Stammgewebe sich entwickelt. Diesem nach erinnern die Wurzeln der Gattung *Azolla* sehr an die Wurzeln der Gattung *Lemna*. *A. nilotica* ist auch die grösste Art in dieser Gattung, welche bis 10 cm Länge erreicht.

Bemerkenswert sind die Wurzeln in der Familie der *Ophioglossaceen*, deren eingehendenes Studium noch zu wünschen wäre. Die Wurzeln der Gattungen *Botrychium* und *Ophioglossum* sind sehr lang, dünn und ganz kahl, in der Regel nur einzelnweise unter der Blattstielinsertion hervorstachsend. Sie bleiben entweder überhaupt einfach oder verzweigen sich hie und da dichotomisch, was auch der dichotomischen Teilung der Rhizome und Blätter entspricht! Nur *Helminthostachys* soll eine monopodiale Verzweigung der Wurzeln haben, obzwar angeblich die Seitenwurzeln bald verschwinden.

Die Wurzeln der Farne sind im Ganzen dünn, schwach und monopodial verzweigt. Es scheint manchmal, als ob sie aus den Blattstielbasen herauswachsen würden, was davon herrührt, dass bei vielen Farnen die ganze Achse eigentlich von den herablaufenden Blattbasen bedeckt ist.

Bei den Gattungen *Angiopteris* und *Helminthostachys* wurde auch die Eigentümlichkeit beobachtet, dass die Terminalzelle an der Wurzel plötzlich abstirbt und an deren Stelle aus einer der Seitenzellen eine Terminalzelle sich bildet, worauf die Wurzel mittelst dieser Zelle weiterwächst. Hieraus ist auch zu erschen, wie wenig die Morphologie auf die Art und Weise des Terminalwachstums zu geben braucht.

Die Wurzeln einiger Farne können sich am Ende in eine Laubknospe und diese in eine neue Pflanze verwandeln; es erfolgt hier also eine direkte Umwandlung der Wurzel in eine Achse — eine Erscheinung, welche ganz vereinzelt auch bei den Phanerogamen (z. B. bei *Neottia*) dasteht. Unserer Meinung nach hat man in diesen Laubknospen bloß eine gewisse Kategorie von Adventivknospen zu erblicken, denn wenn sich die Spitze des Farnblattes direkt in eine Adventivknospe verwandeln kann, so kann es uns nicht befremden, wenn sich auch die Wurzelspitze in eine solche Knospe umwandelt. Die Adventivknospen bilden sich überall und unter allen Umständen. Wir werden uns weiter unten noch eingehender mit ihnen befassen.

Es sind das einige Arten der Gattung *Platyserium*, dann *Asplenium esculentum* und die Gattung *Ophioglossum*, welche an den Wurzeln Adventivknospen tragen. Bei den zwei Erstgenannten verwandelt sich einfach die vegetative Wurzelspitze in einen vegetativen Achsenscheitel dadurch, dass

die Terminalzelle aufhört Wurzelhaubenzellen zu segmentieren. Unter dem Scheitel entstehen Blattsegmente und bald legen sich unter der jungen Knospe Wurzeln an. Bei *Asplenium esculentum* bilden sich die Knospen an den Spitzen der Haupt- und Seitenwurzeln (Lachmann, Rostowcew). Die Vermehrung auf diese vegetative Weise bei der genannten Art ist wichtig, weil die Pflanze hier nur selten Sporen entwickelt.

Von dem gemeinen *Ophioglossum vulgatum* ist es schon längst bekannt, dass es sich hauptsächlich nur vegetativ durch Adventivknospen vermehrt, welche sich an den unterirdischen Wurzeln bilden. Deshalb liebt es diese Art in zahlreichen Kolonien beisammen zu wachsen. Allem nach kommt es hier nur selten zur Entwicklung von Prothallien und noch seltener zur Produzierung geschlechtlicher Pflänzchen.

Hier entsteht nach Rostowcew die Laubknospe nicht direkt aus der terminalen Wurzelzelle, sondern aus einer anderen Wurzelnebenzelle. Die Laubknospe ist in der Jugend von einer, aus dem Rindengewebe der Wurzel gebildeten Scheide umhüllt, welche von dem ersten Blatt durchgerissen wird.*) Die Wurzel, aus der sich die Adventivknospe entwickelt hat, wächst in der alten Richtung weiter, so dass die Knospe sich als ein Seitenorgan herausstellt. Stenzel hat auch beobachtet, dass die Wurzelspitze selbst sich manchmal direkt in eine Knospe verwandelt.

Ob sich Adventivknospen ebenfalls an den Wurzeln der Gattung *Botrychium* bilden, ist nicht genügend sichergestellt, aber es ist sehr wahrscheinlich.

Die Wurzeln der Gattung *Lycopodium* entstehen durchweg an der Achse endogen und verzweigen sich wie bei den anderen Lycopodiaceen dichotomisch. Wie die Achse wachsen sie an der Spitze durch eine ganze Gruppe von Zellen. Die Wurzeln der epiphytischen Arten bilden an Baumrinden ein ganzes, äusserlich mit zahlreichen Wurzelhaaren bedecktes Geflecht, worin sich die Dammerde verfängt und die Feuchtigkeit erhält.

Dass die Gattungen *Tmesipteris* und *Psilotum* keine Wurzeln haben und dass deren Funktion von den mit Wurzelhaaren bewachsenen Rhizomen ausgeübt wird, haben wir schon oben (S. 236) gesagt.

Ein bemerkenswertes, anscheinend wurzelartiges Gebilde sind die sogenannten Wurzelträger der Gattung *Selaginella*. Ich habe mich mit diesen Organen selbst beschäftigt und kann daher meine Ansichten über deren Bedeutung aussprechen. In der Regel wächst hier ober dem Angularblatt an der Unterseite der Dichotomie ein glattes, wurzelähnliches Gebilde, welches wie eine Wurzel sich der Erde geotropisch zuwendet. Besonders reichlich erscheinen diese Gebilde bei Arten mit kriechenden oder aufsteigenden Stengeln. Sie wachsen an der Achse immer exogen und verzweigen sich auch manchmal am Ende dichotomisch. Wenn sie mit einem

*) Die Bedeutung dieser Scheide sollte noch sorgfältig in der Richtung erforscht werden, ob sie nicht identisch ist mit der Scheide, welche jede junge Knospe des sich normal entwickelnden *Ophioglossums* umgibt.

feuchten Gegenstände in Berührung kommen, so treiben sie an der Berührungsstelle sofort zahlreiche Wurzelhaare. Wenn sie aber in die Erde kommen, wohin sie alle zu gelangen bestrebt sind, so treiben sie aus der Spitze endogen echte, mit Wurzelhaaren und einer Wurzelhaube versehene Wurzeln. Sie selbst sind stets ohne Wurzelhaube. Manchmal erscheint an der gegenüberliegenden Stelle oberhalb der Dichotomie ein zweiter Wurzelträger, welcher sich jedoch nur selten so stark wie der untere entwickelt.

Weil die Wurzelträger unterhalb der Dichotomie hervorkommen, so wird ihre Ähnlichkeit mit den Wurzeln desto grösser, denn hier wachsen bei den Gefässkryptogamen die Wurzeln gewöhnlich heraus. Als echte Wurzeln ohne Wurzelhauben wurden sie auch von einigen Autoren (Van Tieghem, Douliot, Reinke, Sarauw) angesehen, indem sie sagen, dass es keine Eigentümlichkeit sei, wenn die echte Wurzel keine Wurzelhaube hat, weil auch von anderwärts Belege für haubenlose Wurzeln bekannt sind.

Andere Autoren aber (z. B. Nägeli, Leitgeb, Pfeffer, Bruchmann, Treub) sehen die Wurzelträger als Achsengebilde an und zwar Jeder von ihnen aus verschiedenen Gründen. So wurde gefunden, dass ihre anatomische Zusammensetzung eher der Anatomie der Achse als jener der Wurzel entspricht. Pfeffer hat beobachtet, dass der Wurzelträger manchmal am Ende Blätter wie die Achse trägt. Den bemerkenswertesten Beitrag zu der Achsennatur der Wurzelträger hat aber neuestens Goebel geliefert, indem er darauf aufmerksam machte, dass, wenn man beide Achsengabeln oberhalb der Dichotomie abschneidet, die Wurzelträger sich direkt in einen beblätterten Zweig verwandeln. Einige führen jedoch an, dass an der Achse auch wahre, mit Wurzelhauben versehene Wurzeln wachsen können (Vojinović, Nägeli, Leitgeb); allein das wird wohl nur auf einem Irrtum beruhen, wie Bruchmann richtig bemerkt hat und was ich selbst bestätigen kann, denn, wenn der kriechende Stengel der *Selaginella* knapp ober der Erde sich befindet, so bildet sich (wie natürlich) kein langer, sondern nur ein ganz kurzer Wurzelträger, welcher direkt sofort eine wahre Wurzel in die Erde treibt. Das kann auch durch einen Versuch verfolgt werden. Dass *S. helvetica* aus der Achse wahre Wurzeln treiben würde, habe ich bei dieser Art an reichlichem lebendem Material nirgends finden können.

Ausser dem ausgezeichneten Experimente Goebels*) sind aber auch andere Gründe vorhanden, welche zweifellos dafür Zeugnis ablegen, dass die Wurzelträger ein Achsenauswuchs sind. Die Wurzelträger sind nicht nur kahl, sondern häufig auch grün und reichlich Chlorophyll enthaltend, was man bei den Wurzeln der Selaginellen nirgends beobachten kann. Schon früher, bei der Verzweigung der Selaginellen haben wir gesagt, dass, wenn sich die Tetrachotomie ausbildet, ein Wurzelträger niemals zur Entwicklung gelangt. Die Zweige der Tetrachotomie stehen dort,

*) Goebel erklärt trotzdem die Wurzelträger als »Organe sui generis«, d. h. als Organe, welche weder Achsen noch Wurzeln sind.

wo sonst der Wurzelträger zu sein pflegt. Und unser Experiment (S. 260) mit dem Abschneiden der Zweige und Hervorrufen der tetrachotomischen Zweige ist eigentlich identisch mit dem Experimente Goebels. Demnach sind alle Wurzelträger der Selaginellen umgewandelte tetrachotomische Zweige!

Bei der Art *S. selaginoides* wachsen die Wurzeln oder Wurzelträger nicht aus den Achsen oder Zweigen; hier verharret die ganze Lebensdauer der Pflanze über der hypokotyle Teil im Zustande eines steifen Ansatzes, welcher die Pflanze an einem Ende trägt und am anderen, in der Erde verdickten Ende endogen (!) wahre Wurzeln treibt. Hier fungiert also das Hypokotyl als Achsenteil selbst in derselben Weise, wie anderwärts der Wurzelträger. Ein derartiges Verhalten bei der Keimung sehen wir aber nicht bloß bei dieser, von den übrigen Selaginellen so abweichender Art, sondern auch bei allen anderen mit Wurzelträgern versehenen Selaginellen. Ich selbst (Fig. 2, Taf. II.) habe bei *S. Apus* ganz gut beobachten können, dass die wahre Wurzel *b* aus dem Hypokotyl an der Stelle *k* endogen herauswächst, so dass es in der Wesenheit dieselbe Erscheinung ist, wie bei *S. selaginoides*. Bruchmann hat dasselbe Faktum auch bei den Arten *S. helvetica*, *Martensii*, *Ludoviciana* und *Kraussiana* konstatiert.

Die wahren, aus Wurzelträgern ausgewachsenen Wurzeln verzweigen sich dichotomisch und zwar (in gleicher Weise wie die Wurzelträger) derart, dass die Ebene jeder folgenden Dichotomie zu der vorangehenden senkrecht steht. Die Scheitelzelle der Wurzel ist einfach, wenn auch die Achse mittelst einer einfachen Terminalzelle — oder sie besteht aus einer ganzen Zellengruppe, wenn die Achse mittelst einer Gruppe von Terminalzellen wächst.

Die Wurzeln der Gattung *Isoetes* wachsen, wie schon auseinandergesetzt wurde, reichlich aus zwei Einschnitten am Stamme der Pflanze. Sie verzweigen sich gewöhnlich viermal dichotomisch und wachsen mittelst einer ganzen Gruppe von Scheitelzellen nach. Sie haben in jeder Beziehung die Natur wahrer Wurzeln.

Von den Wurzeln der Gattung *Equisetum* geschah oben auch schon Erwähnung. Sie erscheinen in der Regel nur an den unterirdischen Achsentheilen, und zwar nur an den Noden unter den Seitenknospen; in morphologischer und anatomischer Beziehung sind es wahre Wurzeln. Sie verzweigen sich monopodial und wachsen — wie die Achse — durch eine einzige Terminalzelle weiter.

i) Die Adventivknospen der Gefäßkryptogamen.

Dieselbe Gegenseitigkeit zwischen der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung, welche wir bei den Muscineen beobachtet haben und welche auch bei den Phanerogamen Geltung hat, lässt sich bei den Gefäßkryptogamen überall verfolgen. Wir haben schon an verschiedenen Stellen davon Erwähnung getan, dass viele Farne, Selaginellen etc.

sich durch weithin kriechende Rhizome oder abbrechende und abfallende Zweige und Knospen vegetativ vermehren; wir haben auch kennen gelernt, dass schon das Prothalliumstadium sich ausgiebig vegetativ vermehren kann, aber eine viel verbreitetere Art der vegetativen Vermehrung sind die Adventivknospen, welche bei vielen Arten wo immer an den Blättern herauswachsen und für gewisse Arten wenigstens in manchen Gegenden eine unerlässliche Lebensbedingung sind.

Bei den Farnen sind die Adventivknospen sehr verbreitet. Sie zeigen sich an den Blattstielen (*Aspidium Filix mas*) oder auch an der Spreite und zwar bald an der oberen (*Diplazium celtidifolium*, *Asplenium*

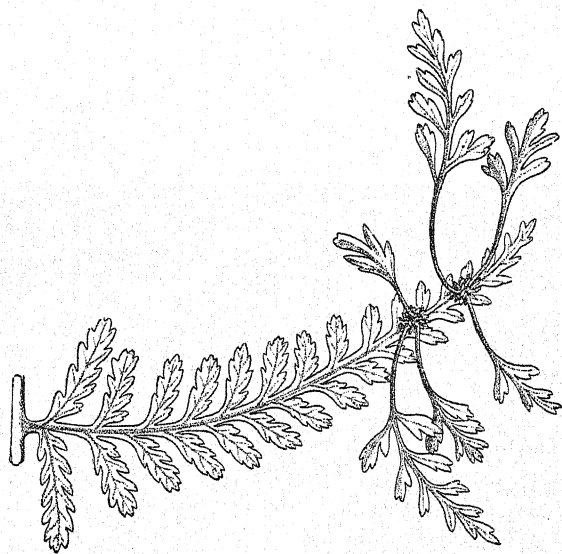


Fig. 181. *Asplenium bulbiferum*. Blattfieder mit Adventivknospen. (Nach Heinricher.)

viviparum), bald an der unteren Seite (*Asplenium bulbiferum*, Fig. 181) derselben. An der Spreite erscheinen sie regelmässig an den Adern und zwar immer an bestimmten Stellen, bei *Asplenium viviparum* z. B. stets in der Nähe des Endes der Hauptabschnitte. Auch die ausserhalb der Spreite wachsenden Adventivknospen halten genau bestimmte Stellen ein. So wächst bei *Pteris palmata* die Adventivknospe stets an der Basis der Spreite, dort, wo diese in den Blattstiel übergeht. *Ceratopteris* bildet die Adventivknospen stets in dem von zwei Blattfiedern gebildeten Winkel und zwar nicht nur an den Haupt-, sondern auch an den Nebenfiedern. Die Gartenform des gemeinen *Aspidium aculeatum* bildet 30—50 Adventivknospen an der Hauptrippe.

Bei einigen Farnarten ist das Auftreten von Adventivknospen die Regel, so z. B. bei den bereits genannten mit Ausnahme der letzten Art. Bei anderen bilden sich dieselben nur ausnahmsweise und nur unter beson-

deren Umständen. Solche ausserordentliche Adventivknospen wurden bereits bei fast allen Farnen konstatiert.

Sie legen sich aus einem oberflächlichen Gewebe exogen an, sind äusserlich von Spreuschuppen umhüllt und wenn sie die ersten Blätter gebildet haben, so fallen sie entweder direkt ab oder halten so lange aus, bis das Blatt, auf welchem sie sitzen, abstirbt. So kommen sie auf das Substrat, wo sie sich einwurzeln und zu einer neuen Pflanze aufwachsen. Hierbei gelangen viele, biologisch interessante Umstände zum Vorschein. So z. B. bildet in der Regel *Asplenium decussatum* Adventivknospen an der Basis der Hauptfiedern. Wenn sich die erste Wurzel entwickelt, so legt sich dieselbe in die Furche an der Rachis hinein und kriecht dort weiter. Weil an der Basis jeder Fieder eine Knospe sich bildet, so ist die ganze Rachis der Länge nach mit braunen Wurzeln angefüllt. Die Wurzeln finden hier offenbar genügende Feuchtigkeit und können sich deshalb stattlich entwickeln.

Die schon von Schkuhr beschriebenen Adventivknospen der nord-amerikanischen *Cystopteris bulbifera* bilden sich an der Unterseite der Basis der Hauptfiedern bei der Rachis. Sie sind rund, erbsengross, äusserlich in zwei dicke, fleischige Schuppen eingezwängt, welche aus den ersten Blättern umgewandelt und der jungen Keimpflanze als Reserveorgane — auf die Art wie die Kotyledonen der Bohne — dienlich sind. Sie hängen mit dem Blatte nur durch einen ganz dünnen Blattstiel zusammen und fallen so zuletzt leicht ab, um auf der Erde im nächsten Jahre wie Samen aufzukeimen.

Ganz sonderbare Adventivknospen beschreibt Sadebeck bei dem afrikanischen Farne *Phegopteris sparsiflora*. Dieselben wachsen ebenfalls an den Seiten der Rachis und haben die Gestalt länglicher, 2—3 cm langer, walzenförmiger, fleischiger Körperchen, welche an der Oberfläche dicht mit schwarzbraunen Spreuschuppen bewachsen sind. Sie hängen blos mit einem unbedeutenden Stielchen mit dem Blatte zusammen und fallen dann leicht ab. Sie haben am Ende eine Scheitelzelle, welche später Blätter und zuletzt auch Wurzeln aus den Körperchen segmentiert. Nach dieser Beschreibung wären diese Körperchen beiläufig dasselbe, wie die Achsen-träger der Gattung *Nephrolepis*, das heisst Achsengebilde, welche sich am Ende direkt in eine Blattknospe verwandeln können.

Eine sehr verbreitete Art von Adventivknospen ist diejenige, welche wir bei den Arten *Woodwardia radicans*, *Scolopendrium rhizophyllum*, *Aspidium Maximoviči* u. a. finden. Hier verlängert sich gewöhnlich das ganze Blatt in eine dünne, lange Spitze, welche sich allmählich bogenförmig bis zur Erde herabneigt. Sobald das Blatt die Erde berührt, erfolgt dessen Einwurzelung sofort mittelst der häufig schon an der Spitze entwickelten Adventivknospe. Auf diese Weise kann aus einem Stock im Verlaufe der Zeit eine ganze Kolonie entstehen.

Auch einige Arten der Gattung *Adiantum* bilden ähnliche Knospen an der Spitze der Blätter. So hat z. B. *A. dolabriforme* (Fig. 182) einfach

gefiederte Blätter mit kurzgestielten Blättchen. Manche enden mit einem Terminalblättchen, während sich bei anderen die Rachis bedeutend verlängert und an der Spitze in eine Knospe verwandelt, welche bei Berührung des Substrates sofort wurzelt. So wie Goebel bei der Art *A. Edgeworthii* habe auch ich bei meiner Art beobachtet, dass tatsächlich keineswegs unter der Spitze der Rachis, sondern deren Scheitel selbst sich in den Vegetationsgipfel der Adventivknospe verwandelt. Hier verwandelt sich also das Blatt direkt in eine Achse — ein, den schon früher erwähnten Fällen, wo die Wurzelspitze sich direkt in die Knospenachse umwandelt, analoger Fall.

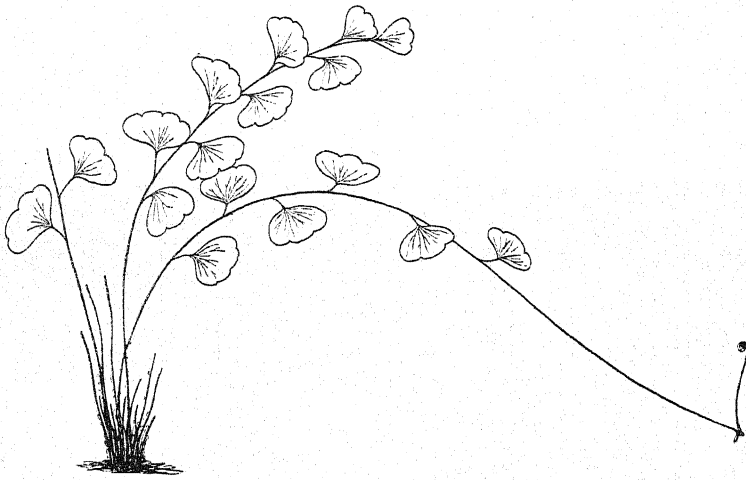


Fig. 182. *Adiantum dolabriforme*. Blattrachis verlängert sich und wächst am Ende in eine Adventivknospe aus. (Original.)

Die Entwicklung der Adventivknospen an den Farnblättern hängt gewöhnlich mit der Sterilität des Farns zusammen. Es geschieht auch, dass die Sporangien, selbst wenn sie sich entwickeln, verkümmern und keine Sporen bilden. Dies habe ich selbst bei *Asplenium bulbiferum* und *A. viviparum* beobachtet. Bemerkenswert ist der Umstand, dass in kalten und gemässigten Gegenden nur selten Blattadventivknospen an den Farnen sich ausbilden, während sie in warmen Ländern eine sehr verbreitete Erscheinung sind. Diese Erscheinung kann wahrscheinlich durch das periodische Wachstum in kälteren Lagen erklärt werden.

Dass sich Adventivknospen an fleischigen Nebenblättern der Gattung *Angiopteris* bilden, wurde bereits erwähnt. Es scheint überhaupt, dass die in hohem Alter immer lebendigen Nebenblätter dieses Farns die Aufgabe haben, die Pflanze vegetativ zu vermehren.

Bemerkenswert ist, dass an den Blättern der Familie der *Ophioglossaceen* noch niemals Adventivknospen beobachtet worden sind, welche eher an

den Wurzeln entstehen. Auch an den Blättern der Gattungen *Marsilia* und *Pilularia* sind bisher Adventivknospen unbekannt. Die Arten dieser Gattungen aber fruktifizieren reichlich.

An den kleinen Blättern der Gattungen *Lycopodium* und *Selaginella* bilden sich allerdings keine Adventivknospen, dagegen aber kommt dies bei der erstgenannten Gattung häufig an den Achsen und bei der letztgenannten Gattung nicht nur an den Achsen, sondern auch an den Wurzeln vor.

3 Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gefässkryptogamen auf Grund morphologischer Erkenntnisse.

Wenn wir alle morphologischen Merkmale der Gefässkryptogamen zusammenfassen, so gelangen wir zu dem Schlusse, dass es notwendig ist, dieselben in drei Gruppen zu teilen.

I. *Filicinae*. Die gross dimensionierten Blätter mit Blattstielen, flachen Spreiten und verzweigter Nervatur sind an der Achse spiralig angeordnet. Die Blätter sind in der Jugend spiralig eingerollt oder wenigstens hackenförmig eingebogen. Die Achsen verzweigen sich dichotomisch. Sie sind entweder isospor (Filices), oder heterospor (Hydropterides). Zu den letzteren können richtig blos die Gattungen *Pilularia* und *Marsilia* gezählt werden.

II. *Equisetinae*. Die kleinen, blattstiellosen, einnervigen Blätter sind in 3zählige Quirle gestellt. Zwischen ihnen wachsen die Zweige im Quirl monopodial. Die Sporophylle setzen eine Endblüte zusammen. Sie sind isospor (*Equisetaceae* mit der einzigen Gattung *Equisetum*), oder heterospor (*Calamariaceae*).

III. *Lycopodinae*. Die Blätter sind klein, schuppig, einnervig, in verschiedenartiger Ordnung an der Achse gestellt. Die Achsen und Wurzeln verzweigen sich dichotomisch. Die Sporophylle bilden eine Endblüte. Sie sind isospor (*Lycopodiaceae*, *Psilotaceae*) oder heterospor (*Selaginellaceae*, *Isoëtaceae*, *Lepidodendraceae*, *Sigillariaceae*).

IV. *Sphenophyllinae*. Die Blätter sind ziemlich gross, mit geteilter Nervatur, an der Achse quirlig angeordnet, in der Jugend flach. Die Seitenzweige wachsen zwischen den Blättern monopodial, aber nur zu je 1—2 in jedem Quirl. Sie sind sämtlich heterospor. Hieher gehören die Gattungen: *Sphenophyllum* (incl. *Trizygia*), *Salvinia*.

Bevor wir über diese einzelnen Gruppen handeln werden, müssen wir auf einige Momente aufmerksam machen. So z. B. ist es auffallend, dass in den ersten 3 Gruppen iso- und heterospore Typen enthalten sind. Wir haben auseinandergesetzt, dass die Heterosporie ein unleugbarer Fortschritt zu einer höheren Organisation und insbesondere zu den Phanerogamen ist. Hieraus geht klar hervor, dass jede von den angeführten Gruppen uns einen selbständigen Typus vorstellt, welcher wahrscheinlich

in einer und derselben silurischen Periode (und vielleicht noch früher) aus den Wasseralgen sich zu entwickeln begann.

Alle die drei erstgenannten Gruppen waren wenigstens im Palaeozoicum in gleich mächtiger Entwicklung, was die Zahl der Gattungen und Arten betrifft. In der gegenwärtigen Zeit stellt die erste Gruppe den zahlreichsten und die zweite den ärmsten Typus dar.

Die drei ersten Gruppen erreichten einmal in anatomischer Beziehung eine ungewöhnliche Vollkommenheit, so dass sie zu mächtigen, mit einem an die Gymnospermen erinnernden Gewebe versehenen Bäumen erwachsen. In der ersten Gruppe waren es ausser den Baumfarne die *Megaphyten* und *Psaronien*, in der zweiten die *Calamiten*, in der dritten die *Lepidodendren* und *Sigillarien*. Bemerkenswert ist, dass diese baumartigen, vollkommenen Typen auf der Erde sämtlich schon ausgestorben sind, woraus klar hervorgeht, dass die Abteilung der Gefässkryptogamen in ihrer Enthaltung der Vergangenheit angehört und dass sie in der Zukunft noch mehr der Dezimierung anheimfallen wird. Dies wird auch von palaeontologischen Tatsachen bestätigt. Die Lebensbedingungen, welche ihre Entwicklung auf der Erde unterstützten, sind von deren Oberfläche allmählich verschwunden.

Keine von den erwähnten Gruppen der Gefässkryptogamen schliesst sich durch ihre Merkmale an die Gymnospermen so an, dass wir daraus den Schluss ziehen könnten, als hätte sich irgend ein Zweig der Nacktsamigen direkt aus ihnen entwickelt. Im Gegenteil bestätigt es sowohl die Morphologie als auch die Palaeontologie übereinstimmend, dass die Gefässkryptogamen auf der Erde als selbständiger Typus (oder richtiger gesagt einige Typen nebeneinander) parallel neben den Gymnospermentypen zur Entwicklung gelangt sind. Wir sagen »Typen«, denn auch hier sind zahlreiche parallele, von einander phylogenetisch unabhängige Typen enthalten. Wenn die Gymnospermen in den Kopulationsorganen und in der Embryologie gewisse Ähnlichkeiten mit den Gefässkryptogamen zeigen, so hat dies nicht die Bedeutung, dass sich jene aus diesen entwickelt haben, sondern liegt darin nur eine Bestätigung unserer Theorie, der zufolge jeder Pflanzentypus unter gewissen Lebensbedingungen im Verlaufe einer bestimmten Zeit ähnliche Organe zur Entwicklung bringen kann. Wir möchten nur annehmen, dass die unbekannten Vorfahren der Gymnospermen eine ähnliche Geschlechtsproduktion besaßen wie der parallele Pflanzenzweig der Gefässkryptogamen.

Auch die übrigen Abteilungen der Phanerogamen stehen in keinem phylogenetischen Verhältnisse zu den Gefässkryptogamen. Dieser moderne Pflanzentypus hat sich aus uns unbekannten Vorfahren ebenfalls parallel mit den Gefässkryptogamen und Gymnospermen entwickelt.

Zu den vorgenannten Gruppen können nachstehende Bemerkungen hinzugefügt werden:

Die Familien der Farne (*Filices*) sind so, wie sie gewöhnlich unterschieden werden, auch in morphologischer Hinsicht begründet. In der

rezenten Zeit ist die Familie der *Polypodiaceen* die verbreitetste; es hat aber den Anschein, dass auch die übrigen Familien in geologischen Zeiten mehr gegliedert waren, wie aus den fossilen Abdrücken geschlossen werden kann. So z. B. waren die *Gleichenien* vormalig in den Polargegenden, was die Zahl der Formen anbelangt, viel zahlreicher als alle lebenden Gleichenien. Auch in der böhmischen Kreideformation haben sie sich in unbestreitbaren Resten in einigen Arten erhalten.

Die isolierte Stellung der Familie der *Marsiliaceen* legt Zeugnis dafür ab, dass die Hydropteriden in älteren Zeiten viel reicher waren.

Die *Ophioglossaceen* sind die am meisten abweichende Familie der Farne. Sie weist so viele morphologische Eigentümlichkeiten auf, dass ich fast geneigt wäre, sie allen anderen Farnen getrennt gegenüberzustellen. Der einfache Bau der Pflanze scheint dafür zu sprechen, dass dieser Typus uralten Ursprungs ist. Dass wir bisher keine deutlichen Vorgänger dieses Typus aus den Erdschichten haben, mag wohl darin seinen Grund haben, dass viele sonderbare, dahin gehörige Abdrücke bald zu verschiedenen Farnen, bald zu den Cykadeen gerechnet werden.

Die Familie der *Marattiaceen* weicht allerdings auch bedeutend von den übrigen Farnen ab, aber trotzdem möchte ich sie doch nicht in eine besondere Abteilung versetzen, denn an der anatomischen Entwicklung der Sporangien ist nicht gelegen und sonst gibt es da keine wesentlichen Unterschiede. Sie aber mit den *Ophioglossaceen* in eine gemeinschaftliche Gruppe einzureihen, wäre gewiss unrichtig.

Die rezente Gattung *Equisetum* ist ein Beispiel eines am meisten isolierten Pflanzentypus.

Die Anwesenheit der Ligula bei einigen Familien der Lycopodineen scheint weder in systematischer noch in phylogenetischer Beziehung von besonderer Bedeutung zu sein, weil viele *Selaginellen* in allen Merkmalen mit einigen Arten der Gattung *Lycopodium* übereinstimmen. Die Lepidodendren, welche die Ligula nur ganz unbedeutend entwickelt haben, bilden fast einen Übergang zwischen den *Sigillariaceen* und *Lycopodiaceen*. Die rezente Gattung *Isoetes* aus der Familie der *Sigillariaceen* auszuscheiden, ist eigentlich nicht richtig.

Als vierte Gruppe der Gefässkryptogamen haben wir die *Sphenophyllinae* aus dem Grunde aufgestellt, weil auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse von den palaeozoischen Überresten dieser Verwandtschaft nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, wohin wir dieselben zu den früher angeführten drei Gruppen stellen sollten. Es waren dies teils Pflanzen mit aufrechtem, regelmässig gegliedertem und quirlig beblättertem Stengel, teils mit auf dem Wasser schwimmenden und auf dem Wasser ausgebreiteten Blattquirlen. Die Blätter waren durchweg flach, annähernd keilig, mit einer strahlenförmig auseinanderlaufenden und gabeligen Nervatur. Die Anatomie der Achsen verweist eher auf den Typus der *Lycopodineen* als auf jenen der *Equisetineen*. Die Zweige wuchsen nicht quirlig, sondern zumeist einzeln

zwischen den Quirlblättern. Die Mikro- und Makrosporangien sassen an der Innenseite der unteren Blattpartie — also ähnlich wie bei den Lycopodineen und es hat den Anschein, dass die Sporophylle wenigstens bei einigen Arten verlängerte Blütenähren bildeten. Das Makrosporangium enthielt eine einzige Makrospore.

Diese Merkmale sind fast ein Gemisch der Merkmale der *Equisetineen* und *Lycopodineen*, so dass wir faktisch am besten tun, wenn wir die Überreste dieser Pflanzen in eine selbständige Gruppe stellen. Bemerkenswert ist, dass fast alle wesentlichen Charaktere der Gattung *Sphenophyllum* mit jenen der rezenten Gattung *Salvinia* übereinstimmen, so dass wir mit vollem Rechte diese Gattung direkt in dieselbe Gruppe einreihen können. Allem nach zu schliessen, haben wir in diesen zwei Gattungen einen ganz selbständigen Typus der Gefässkryptogamen vor uns, welcher wohl in palaeozoischen Zeiten bedeutend mehr gegliedert sein mochte. Eines ist aber sicher, dass die Gattung *Salvinia* weder mit den eigentlichen Farnen, noch mit der Familie der *Marsiliaceen* etwas gemeinsam hat.

Dieselbe Schwierigkeit macht uns die Einreihung der Gattung *Azolla*. Gewöhnlich wird dieselbe mit der Gattung *Salvinia* in die Familie der *Salviniaceen* neben der Familie der *Marsiliaceen* gestellt. Wenn wir jedoch alle Merkmale der Gattung *Azolla* mit jenen der Gattung *Salvinia* vergleichen, so erübrigt blos eine gewisse Ähnlichkeit in der Zusammensetzung der Sporangien und die Embryonalentwicklung. Wir haben aber gesehen, dass alle drei Gruppen der Gefässkryptogamen heterospore Formen mit verschiedenartiger Organisation der Sporangien und Sporenentwicklung gebildet haben. Demzufolge könnte jene Ähnlichkeit zwischen den beiden genannten Gattungen von geringer Bedeutung sein. *Azolla* passt also, richtig genommen, in keine der von uns aufgestellten vier Gruppen und stellt gewiss nur das Relikt eines anderen, im Verlaufe der Zeitalter ausgestorbenen Typus dar.

Überhaupt gelangen wir zu der Erkenntnis, dass die jetzt lebenden Gefässkryptogamen nur ein unbedeutender Teil eines ganzen, eigenartigen Pflanzenreiches sind, welches in der palaeozoischen und mesozoischen Zeit reich gegliedert war.

Es lässt sich mit Recht erwarten, dass die Phytopalaeontologie in der Zukunft das, was wir bis jetzt von dieser Pflanzenwelt wissen, noch erweitern und vervollkommen wird.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel I.

- Fig. 1. *Angiopteris Teyssmanniana*. Junge Pflanze in natürl. Grösse; *a*) die grossen, ohrenförmigen Nebenblätter, *b*) Gelenkverdickungen an Blattstielen, *c*) junges Blatt.
- Fig. 2. *Platyserium alcorni*. Entwickelte Pflanze am Stamme, mit dimorphen Blättern; *a*) die dem Stamme angedrückten Mantelblätter. Sehr verkleinert.
- Fig. 3. *Lycopodium complanatum*. Steriler Zweig in natürlicher Grösse, *a*) die heurigen Zuwächse.
- Fig. 4. *Acaulon muticum*. Ganze, fruchtende Pflanze, rechts männliches Individuum, *a*) Sporogon mit verdicktem Fuss und kleiner Haube.
- Fig. 5. *Ephemerum serratum*. Ganze Pflanze, dem dauernden Protonema aufsitzend; vergrössert.

Tafel II.

- Fig. 1. *Aspidium Thelypteris*. Dichotomisch verzweigtes Rhizom in natürl. Grösse; *a*) oberhalb der Dichotomie stehendes Angularblatt, *b*, *c*) ähnliches Blatt, aber unterhalb der Dichotomie, *d*) Leiste, welche die beiden Gabeläste teilt.
- Fig. 2. *Selaginella Apus*. Keimpflanze, schwach vergr. *a*) Makrospore, *b*) die erste Wurzel, *c*) die Stelle, wo die Wurzel endogen hervortritt, *d*) Hypokotyl, *e*) zwei Keimblätter, *f*) erste Blätter.
- Fig. 3. *Osmunda regalis*. Ein Blatt in natürlicher Grösse, mit nebenblattartig verbreiteter Scheide.
- Fig. 4. *Azolla caroliniana*. Beblättertes Ästchen, *a*, *b*) Angularblätter, *c*) Nebenwurzeln.
- Fig. 5. *Ophioglossum vulgatum*. Sterile Pflanze, in natürl. Grösse; *a*) die Blattbasis umhüllende Scheide, *b*) Innovationsknospe.
- Fig. 6. *Ophioglossum vulgatum*. Längsschnitt durch die Basis voriger Abbildung, *a*) die Scheide, *b*) die Knospe, *c*) Blattbasis, *d*) alte Scheide.
- Fig. 7. *Ophioglossum vulgatum*. Keimpflanze, noch in Verbindung mit vertrocknetem Prothallium.
-







